

## СОДЕРЖАНИЕ

---

Том 56, № 4, 2022

---

- Афагия самцов у иксодовых клещей подсемейства Ixodinae 267  
*С. А. Леонович*
- Блохи (Siphonaptera) на юге России 282  
*Б. К. Котти, В. В. Стахеев*
- Современная фаунистическая оценка популяции кровососущих комаров в юго-восточной части Азербайджана 294  
*Е. А. Султанова*
- Эколого-фаунистический комплекс видов иксодовых клещей (Parasitiformes, Ixodidae) на острове Путятина (Приморский Край) 303  
*Т. В. Зверева, А. Я. Никитин, Н. С. Солодкая, Ю. А. Вержуцкая, Н. С. Гордейко, С. В. Балахонов*
- Ультраструктура тегумента и морфология капсулы, окружающей тетратиридии рода *Mesocestoides* Vaillant, 1863 в печени полёвки-экономки 314  
*Н. А. Поспехова, К. В. Кусенко*
- Новые данные о форезии *Gaeolaelaps debilis* (Ma, 1996) (Acari: Mesostigmata: Gamasina) на кровососущих двукрылых (Diptera: Ceratopogonidae, Culicidae, Simuliidae) 330  
*М. К. Станюкович, Д. Д. Федоров, С. В. Айбулатов*
- Эктопаразиты мелких млекопитающих южного Прибайкалья 335  
*Е. А. Вершинин, С. А. Борисов, О. В. Мельникова*

## CONTENTS

---

---

Vol. 56, No. 4, 2022

---

---

- Male aphagia in ixodid ticks of the subfamily Ixodinae 267  
*S. A. Leonovich*
- Fleas (Siphonaptera) in the south of Russia 282  
*B. K. Kotti, V. V. Stachev*
- Contemporary faunistic estimation of bloodsucking mosquito population  
in southeastern Azerbaijan 294  
*Y. A. Sultanova*
- Ecological-faunistic complex of ixodid tick species (Parasitiformes, Ixodidae)  
in Putyatin Island (Primorsky Territory) 303  
*T. V. Zvereva, A. Ya. Nikitin, N. S. Solodkaya, Yu. A. Verzhutskaya,  
N. S. Gordeyko, S. V. Balakhonov*
- Tegument ultrastructure and morphology of the capsule surrounding the tetrathyridia  
of the genus *Mesocestoides* Vaillant, 1863 in the liver of the root vole 314  
*N. A. Pospekhova, K. V. Kusenko*
- New data on phoresia of *Gaeolaelaps debilis* (Ma, 1996)  
(Acari: Mesostigmata: Gamasina) on bloodsucking diptera  
(Diptera: Ceratopogonidae, Culicidae, Simuliidae) 330  
*M. K. Stanyukovich, D. D. Fedorov, S. V. Aibulatov*
- Ectoparasites of small mammals in South of Baikal region 335  
*E. A. Vershinin, S. A. Borisov, O. V. Mel'nikova*

УДК 576.895

## АФАГИЯ САМЦОВ У ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА IXODINAE

© 2022 г. С. А. Леонович\*

Зоологический институт РАН  
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 190034 Россия  
\*e-mail: Segei.Leonovich@zin.ru

Поступила в редакцию 21.05.2022 г.

После доработки 16.06.2022 г.

Принята к публикации 20.06.2022 г.

Анализ имеющихся материалов по строению ротового аппарата, слюнных желез и поведению в двух основных группах клещей (Prostriata и Metastriata), а также рассмотрение молекулярно-генетических данных, с новой стороны освещающих начальные этапы эволюции иксодовых клещей, позволили автору высказать гипотезу о вторичном характере афагии самцов у представителей подсемейства Ixodinae (род *Ixodes*). Становление афагии, в сочетании с некоторыми другими факторами, позволило представителям подсемейства достичь эволюционного успеха, сравнимого с таковым представителей остальных родов (группа Metastriata).

**Ключевые слова:** иксодовые клещи, Ixodinae, афагия, ротовые органы, копуляция

**DOI:** 10.31857/S0031184722040019, **EDN:** FGCRQZ

Афагия самцов является характерной чертой представителей подсемейства Ixodinae (группа Prostriata), в отличие от представителей подсемейства Amblyomminae (группа Metastriata) (Arthur, 1962; Hoogstraal, 1978; Балашов, 1998). Данная черта, возможно, связана с тем, что у Prostriata, представленных в мировой фауне единственным родом *Ixodes*, сперматогенез завершается либо на нимфальной стадии, либо в процессе послелинчного доразвития самцов (Балашов, 1998), поэтому перелинявшие из нимф голодные самцы способны к оплодотворению. У Metastraria, в отличие от этого, сперматогенез завершается только в процессе длительного питания на хозяине (Леонович, 2005), так что голодные самцы, по сути, являются самцами недоразвитыми и не способны к оплодотворению самок.

Ротовые органы самцов иксодовых клещей группы Metastriata обеспечивают питание самцов с целью завершения сперматогенеза, а также участвуют в копуляции. У клещей Prostriata (род *Ixodes*) ротовые органы также участвуют в копуляции, а вот их роль в питании остается неясной (учитывая афагию, характерную для большинства видов рода *Ixodes*).

Вместе с тем факты присасывания самцов представителей рода *Ixodes* к хозяевам широко известны, и в ряде работ указывается, что самцы (например, *Ixodes ricinus* L.) либо не питаются, либо поглощают очень небольшое количество крови (Hermann, Gern, 2015). Значительное число самцов *Ixodes ricinus* были обнаружены прикрепившимися к хозяину (благородному оленю *Cervus elaphus* L.) (Mysterud et al., 2014). Среди клещей *Ixodes pilosus* Koch, собранных с антилоп бушбок *Tragelaphus scriptus* (Pallas, 1766) и дукер (род *Cephalopus*) (29 самцов и 102 самки), 51.7% самцов были прикреплены к хозяевам, 24.1% – в состоянии копуляции с самками, а 24.1% – были прикреплены к самкам (их ротовые органы были погружены в тела самок вне полового отверстия). Таким образом, самцы, характеризующиеся афагией, способны прикрепляться к хозяину, однако значение этого «прикрепления» остается неясным.

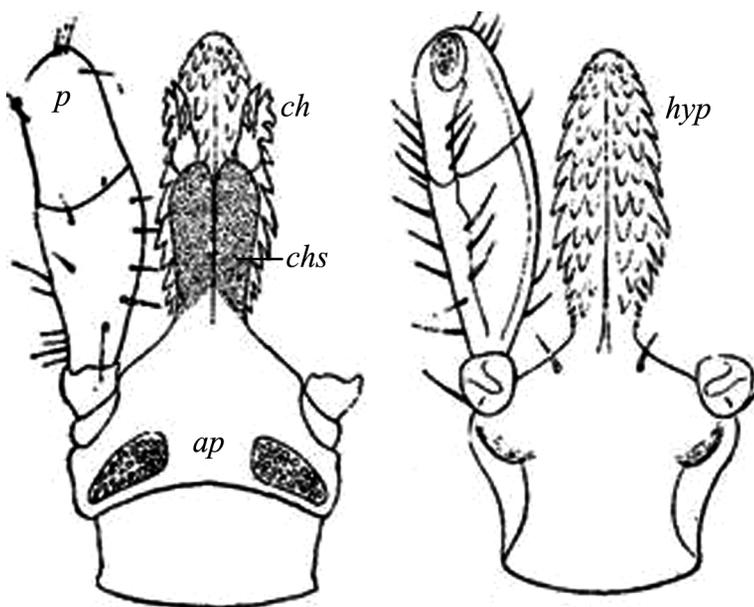
Основную роль в процессе прикрепления иксодовых клещей к хозяину и в последующем питании играют ротовые органы с их специализированными механизмами, обеспечивающими закрепление в коже (гипостом и зубцы хелицер), а также слюнные железы, которые обеспечивают плотное прикрепление за счет образования цементного футляра (Балашов, 1998). Кроме того, в процессе копуляции самцы вводят ротовые органы во влагалище самок, помещая в половые пути сперматофор и обеспечивая оплодотворение.

Автор поставил перед собой цель рассмотреть имеющиеся в литературе сведения (включая собственные данные), позволяющие оценить первичный или вторичный характер афагии у самцов Ixodinae, проследить пути развития этого явления. Данный обзор является первой попыткой проанализировать феномен афагии самцов у клещей Prostriata, привлекая данные по морфологии и функционированию структур, связанных с питанием клещей (ротовые органы, слюнные железы и т.п.), поведению клещей, палеонтологии, а также молекулярно-генетические данные.

### **Строение ротового аппарата иксодовых клещей**

Прикрепление клещей к хозяину и последующее многодневное питание обеспечивается ротовыми органами (хелицерами и гипостомом) и работой слюнных желез, формирующих цементный футляр или иные типы прикрепительных структур, не связанных непосредственно с ротовыми органами. Собственно ротовой аппарат клещей представлен гнатосомой и ее производными.

Гнатосома – дистальный отдел идиосомы клещей, состоит из основания, на котором латерально расположены четырехчлениковые пальпы (рис. 1). Дистально основание переходит в парные перепончатые трубки – футляры хелицер, способные телескопически выворачиваться, обеспечивая движение собственно хелицер взад-вперед. Хелицеры состоят из неподвижного наружного пальца и внутреннего подвижного пальца. На подвижном пальце имеется дорзальный полулунный отросток, снабженный зубцами. Вентрально основание гнатосомы переходит в непарный полый вырост.



**Рисунок 1.** Строение гнатосомы у клещей рода *Ixodes* (на примере *I. persulcatus*) с дорзальной (слева) и вентральной стороны, по: Померанцев, 1950): *ap* – поровые поля (area porosa), *ch* – хелицера, *chs* – футляр хелицеры, *hyp* – гипостом, *p* – пальпа.

**Figure 1.** Structure of the hypostome in ticks of the genus *Ixodes* (*I. persulcatus*), according to Pomerantsev, 1950.

Дорзальная часть гипостома уплощена и образует по средней линии канал, по которому при питании кровь поступает в ротовое отверстие. Вентральная часть гипостома жесткая, прочная, снабжена рядами зубцов. При помощи этих зубцов гипостома клещ удерживается на теле хозяина (рис. 1).

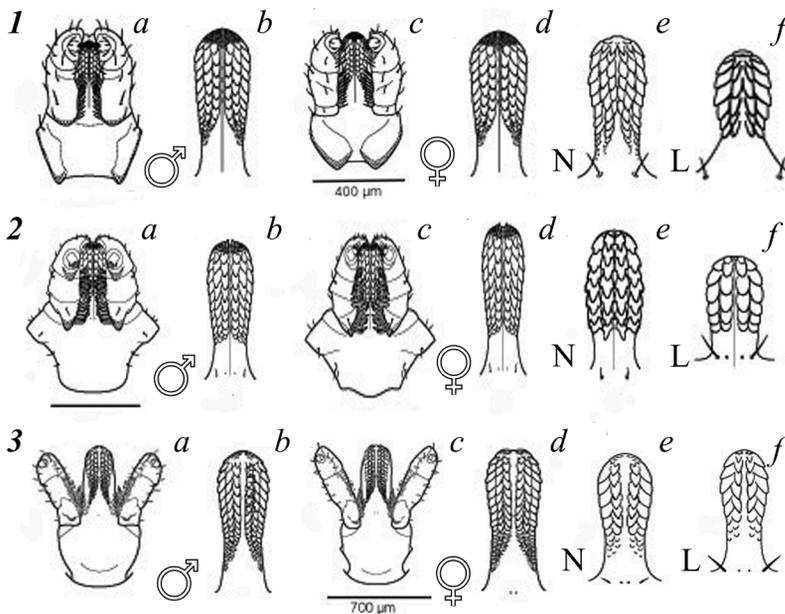
Основные различия в строении ротового аппарата у самцов и самок Ixodinae обнаруживаются именно в строении гипостома.

У клещей группы *Metastrata* (представители всех родов, за исключением рода *Ixodes*), при всех различиях в строении ротовых органов, имеется одна общая черта: на всех фазах развития (личинка, нимфа, самка, самец) гипостом обладает сильно развитыми зубцами, что видно, например, на представителях родов *Dermacentor*, *Rhipicephalus* и *Hyalomma* (рис. 2, 1b – 3b; 2, 1d – 3d). При этом различия в строении гипостома у самцов и самок одного вида совершенно не выражены (сравнить 1b и 1d; 2b и 2d, а также 3b и 3d).

В отличие от представителей *Metastrata*, у клещей рода *Ixodes* самцы характеризуются гипостомом с сильно недоразвитыми зубцами, в то время как самки и неполовозрелые фазы обладают сильно развитыми зубцами, сравнимыми с таковыми *Metastrata*, что видно, например, на строении гипостома у лесного клеща *Ixodes ricinus* и паразита рукокрылых *I. ariadnae* Нормок, 2014 (рис. 3).

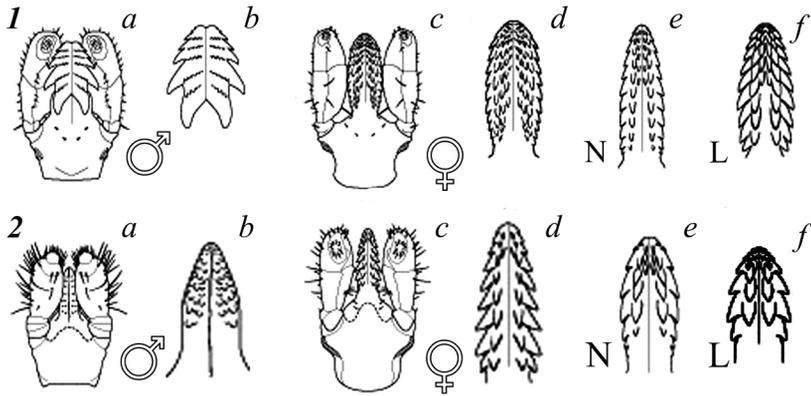
Взятые путем случайной выборки из литературы рисунки гипостома самцов и самок представителей рода *Ixodes* наглядно демонстрируют значительные различия в строении гипостома самцов: собственно гипостом значительно более тупой, зубцы развиты слабо. Это характерно для гнездо-норовых видов (нидобионтов), таких как *I. accuminatus* Neumann, 1901 (рис. 4а, 4б), обитателей пещер – паразитов рукокрылых (например, *I. ariadnae*) (рис. 4с, 4д), немобионов (Leonovich, 2019), таких как собачий клещ *I. canisugae* Johnson, 1849 (рис. 4е, 4ф), обитателей гнезд ласточек-береговушек, нидобионтов *I. lividus* (Koch, 1844) (рис. 4г, 4и), таежного клеща *I. persulcatus* Schultzze, 1930 (рис. 4и, 4ж), и узкоспециализированного паразита ежей, нидобионта *I. hexagonus* Leach, 1815 (рис. 4к, 4л).

Таким образом, строение гипостома не позволяет клещам-иксодинам уверенно закрепляться в покровах хозяина, косвенно подтверждая афагию самцов. Хотя прикрепление и возможно, оно весьма ненадежно в сравнении с прикреплением питающихся самцов Prostriata.



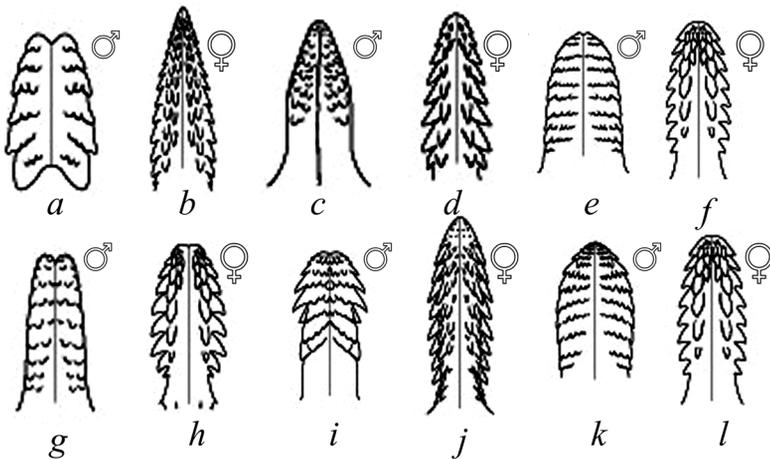
**Рисунок 2.** Строение гнатосомы (вентральная сторона) у самцов (а) и самок (с) и гипостома самцов (b), самок (d), нимф (e) и личинок (f) иксодовых клещей группы *Metastricata*: 1 – *Dermacentor marginatus* (Sulzer, 1776) (по: Hornok, 2020a), 2 – *Rhipicephalus rossicus* Yakimov et Kohl-Yakimov, 1911 (по: Mihalka et al., 2020a); 3 – *Hyalomma dromedarii* (Koch, 1844) (по: Mihalka et al., 2020b).

**Figure 2.** Structure of gnathosoma (in ventral view) in males (a) and females (c) and hypostome of males (b), females (d), nymphs (e), and larvae (f) in ixodid ticks of the *Metastricata* group: 1 – *Dermacentor marginatus* (Sulzer, 1776) (from Hornok, 2020a), 2 – *Rhipicephalus rossicus* Yakimov and Kohl-Yakimov, 1911 (from Mihalka et al., 2020a); 3 – *Hyalomma dromedarii* (Koch, 1844) (from Mihalka et al., 2020b).



**Рисунок 3.** Строение гнатосомы (вентральная сторона) у самцов (a) и самок (c) и гипостом самцов (b), самок (d), нимф (e) и личинок (f) иксодовых клещей группы Prostriata: 1 – *Ixodes ricinus* (Linnaeus, 1758) (по: Otranto et al., 2020), 2 – *Ixodes ariadnae* Hornok, 2014 (по: Hornok, 2020b).

**Figure 3.** (1–2). Structure of gnathosoma (in ventral view) in males (a) and females (c) and hypostome of males (b), females (d), nymphs (e), and larvae (f) in ixodid ticks of the Prostriata group: 1 – *Ixodes ricinus* (Linnaeus, 1758) (from Otranto et al., 2020), 2 – *Ixodes ariadnae* Hornok, 2014 (from Hornok, 2020b).



**Рисунок 4.** Различия в строении гипостома самцов и самок иксодовых клещей рода *Ixodes*: a, b – *I. accuminatus* Neumann, 1901; c, d – *I. ariadnae*; e, f – *I. canisuga* (Johnson, 1849) (по: Sandor, 2020a); g, h – *Ixodes lividus* (Koch, 1844) (по: Sandor, 2020c); i, j – *I. persulcatus* (Schulze, 1930) (по: Pfäffle et al., 2020b); k, l – *I. hexagonus* Leach, 1815, по: Sandor, 2020b).

**Figure 4.** Differences in the structure of the hypostome in males and females of ixodid ticks of the genus *Ixodes*: a, b – *I. accuminatus* Neumann, 1901; c, d – *I. ariadnae*; e, f – *I. canisuga* (Johnson, 1849) (according to Sandor, 2020a); g, h – *Ixodes lividus* (Koch, 1844) (according to Sandor, 2020c); i, j – *I. persulcatus* (Schulze, 1930) (from Pfäffle et al., 2020b); k, l – *I. hexagonus* Leach, 1815 (according to Sandor, 2020b).

## Слюнные железы

Слюнные железы иксодовых клещей играют весьма важную роль в питании паразитов кровью хозяев. Слюнные железы обеспечивают водно-солевой обмен в процессе длительного питания (Балашов, 1998), а также играют существенную роль в закреплении паразита на хозяине, участвуя в формировании так называемого цементного футляра, обеспечивающего длительное прикрепление паразита к коже хозяина.

У самок, нимф и личинок всех иксодовых клещей слюнные железы образованы тремя типами альвеол, у самцов *Metastriata* – четырьмя, а у непитающихся самцов иксодин – двумя типами альвеол. Например, в этих железах личинок, нимф и самок таежного клеща обнаружено 3 типа многоклеточных секреторных альвеол, а у самцов – только 2 типа (Таежный клещ, 1985).

У всех иксодовых клещей обнаружены альвеолы I типа (пирамидальные, или не образующие гранул, альвеолы). Они встречаются только в передней части каждой слюнной железы и открываются непосредственно в главные выводные протоки или в их первичные ответвления (Балашов, 1998).

У самок *Hyalomma asiaticum* Scultze et Schlotke, 1929 в одной железе насчитывают 200–300 подобных альвеол и у самцов – около 150, а у *I. persulcatus* – соответственно 100–120 и 20–30. Предполагают, что в первые дни питания эти альвеолы выделяют липоидный секрет. Однако главная функция альвеол I типа связана с секрецией гипертоничной гигрофильной слюны для восполнения водного баланса в организме голодного клеща (Knulle, Rudolph, 1982).

У таежного клеща в альвеолах II обнаружено только 2 типа гранулосекретирующих клеток, и их гомологизация с соответствующими типами клеток амблиомина затруднительна (Балашов, 1998). У самцов *I. persulcatus* секреторные клетки альвеол заполнены секреторными гранулами вскоре после линьки, и для их функционирования нет необходимости в предварительном питании (Таежный клещ, 1985).

Первоначальное закрепление в коже хозяина обеспечивается зубцами гипостома и раздвинутыми в стороны пальцами хелицер. Дальнейшее удержание клеща на коже в процессе многодневного питания достигается приклеиванием его ротовых частей к коже секретом слюнных желез. Секрет обволакивает ротовые органы и стенки ранки, застывает и образует цементный футляр. У клещей группы *Metastriata* этот футляр вокруг ротовых частей развивается либо на всю глубину проникновения ротовых частей в кожу (так называемые длиннохоботковые виды, представители родов *Amblyomma* и *Hyalomma*), либо проникает только верхних слоев дермы, но образует поверхностный цементный конус, окружающий ротовые органы над поверхностью кожи (так называемые короткохоботковые виды, представители родов *Haemaphysalis*, *Dermacentor*, *Rhipicephalus*) (Балашов, 2009).

В отличие от *Metastriata*, клещи подсемейства *Ixodinae* не образуют цементного футляра. Ротовые органы в данном случае находятся в непосредственном контакте с тканями хозяина, они окружены фибриновым конусом и коллагеновой капсулой, образуемыми тканями хозяина (Балашов, 2009),

Отсутствие цементного футляра, а также формирование фибринового конуса и коллагеновой капсулы прослежены при паразитировании самок, личинок и нимф представителей рода *Ixodes* на млекопитающих, птицах и рептилиях (Григорьева, 2001a, 2001б, 2002).

Автору не удалось найти в литературе данных об изменении кожи при питании самцов рода *Ixodes*. Вероятно, этот процесс попросту не был исследован по той причине, что предварительная фиксация для изучения в оптическом или электронном микроскопе изменений, связанных с процессом прикрепления, требует удаления кусочка покровов хозяина с прикрепившимся клещом. Если клещ при этом не закреплен, то такая фиксация попросту невозможна. В преобладающем же большинстве случаев самцы, видимо, просто не прикрепляются к лабораторным животным. Таким образом, афагия самцов эволюционно закреплена не только строением ротового аппарата (гипостома), но и строением слюнных желез, секрет которых вызывает образование коллагеновой капсулы и фибринового конуса. Напомним, что, например, в слюнных железах личинок, нимф и самок таежного клеща обнаружено 3 типа многоклеточных секреторных альвеол, а у самцов — только 2 типа (Таежный клещ, 1985).

### **Ротовые органы клещей при копуляции**

Процесс копуляции у всех иксодовых клещей очень сходен и подробно описан в монографии Балашова (1998). Поведение самцов складывается из нескольких последовательных этапов. После установления контакта с самкой самец заползает на ее дорзальную сторону, затем переползает на вентральную поверхность всегда через задний отдел идиосомы. Самец закрепляется на самке с помощью II и III пары ног так, что вентральные поверхности особей обращены друг к другу. Затем самец с помощью сенсорного аппарата ротовых органов (сенсилл пальп и хелицер) исследует покровы вокруг генитального отверстия самки и через него вводит гипостом и хелицеры во влагалище (рис. 5). Хоботок клеща при этом располагается перпендикулярно спинному щитку, а пальпы остаются снаружи (Балашов, 1998; Bouman et al., 1999). Расширяющие движения хоботка заканчиваются выделением сперматофора, и с помощью пальцев хелицер сперматофор вводится внутрь полового отверстия самки, его шейка надрезается при помощи хелицер, и содержимое сперматофора изливается во влагалище. Исследование самцом покровов вокруг полового отверстия самки — очень важный этап копуляции, который, по всей видимости, определяется генитальными контактными феромонами. Эти феромоны были выделены из экстрактов кутикулы самок. Они представляют собой сложную смесь холестерилловых эфиров, холестерилолеата, стеролов, гидроксизидона и жирных кислот (Sonenshine, 2006; Леонович, 2005). Рецепторы феромона копуляции обнаружены на хелицерах, это безволосковые контактные хеморецепторные сенсиллы хелицер (Philips, Sonenshine, 1993); часть таких контактных хеморецепторных сенсилл располагается на пальпах (Leonovich, Dusbabek, 1991). Скорее всего, хотя прямо это показано не было, именно генитальные феромоны способствуют определению самцом самки своего (или близкородственного)

вида и служат пусковым механизмом собственно копуляции (введения хоботка в половое отверстие).

У большинства представителей *Metastrinata* копуляция происходит однократно. Это объясняется тем обстоятельством, что спермато- и овогенез завершается только в процессе питания. Напитанная самка, прикрепленная к покровам прокормителя, остается неподвижной все время питания. Самец, питавшийся кровью, копулирует с самкой, при этом его подвижность также сильно ограничена (Леонович, 1981).

В отличие от этого, самцы клещей рода *Ixodes* копулируют до питания и нахождения хозяина, что подтверждается наличием голодных оплодотворенных самок, собранных на флаг (Репкина, 1973; Леонович, 2019а, 2019б). Многократная копуляция клещей рода *Ixodes* косвенно подтверждается наличием большого числа межвидовых гибридов (Kovalev et al., 2016). Отметим, что наличие таких гибридов (личинки и нимфы) обнаруживается только на неполовозрелых фазах развития или в первом поколении взрослых клещей (перелинявших из гибридных нимф). Второе поколение таких гибридов, как было показано в специальных исследованиях, бесплодно (Балашов и др., 1998).

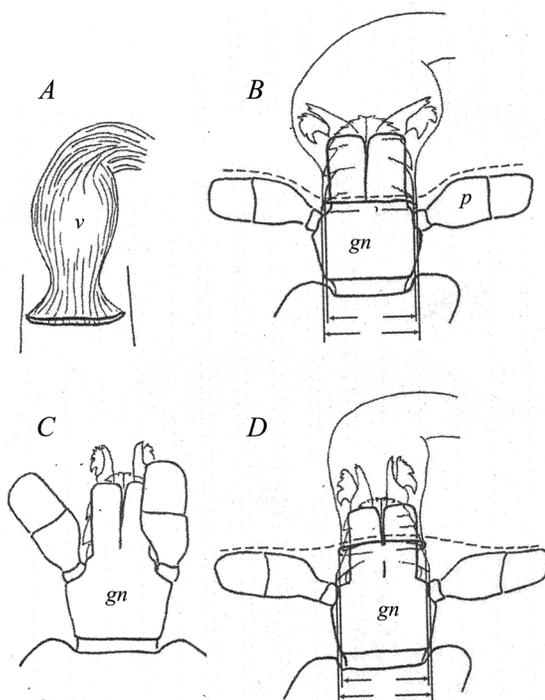
Многократная копуляция клещей рода *Ixodes* часто приводит к успешным результатам. Клещи *I. uriae* White, 1852 паразитируют на колониальных морских птицах в циркумполярных районах обоих полушарий. Как показали специальные исследования, они способны к неоднократным спариваниям. Изучение потомства самок, собранных в природе, с использованием микросателлитных маркеров (McCoy, Tirard, 2002) показало, что неоднократные спаривания приводят к генетическому разнообразию потомства, т.е. в потомстве одной самки обнаруживаются генетически разнородные личинки. Таким образом, генетическое многообразие потомства может быть обеспечено одной самкой, которую оплодотворили несколько самцов.

Следует обратить внимание на строение гипостома самцов. Мелкие и гладкие на вершинах зубцы позволяют достаточно легко извлекать гипостом из вульвы самки после копуляции (рис. 5). По мнению автора, это обстоятельство служит одним из важнейших факторов эволюционного изменения ротовых органов, основной функцией которых является копуляция, а питание становится необязательным, так как сперматогенез уже завершен после последней линьки нимфы на взрослого самца.

Подобная картина наблюдается и в других группах клещей. Так, у некоторых мезостигматических клещей, в частности у паразитов (*Varroa jacobsoni* Oudemans, 1904, *Euvarroa sinhai* Delfinado & Baker, 1974) пчел, наблюдается явление, когда хелицеры самцов настолько специализированы к переносу сперматофоров в половые пути самок, что это не позволяет самцам питаться, и в таких группах наблюдается афагия самцов (Emmanouel et al., 1983). Прокальвание хитинового эксоскелета пчелы требует жесткости хелицер, а перенос сперматофора – нет, и проблема эта решилась путем развития афагии самцов.

Отметим, что у клещей рода *Ixodes* может наблюдаться межвидовая репродуктивная изоляция, обеспечиваемая механически, в частности у симпатрических видов *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi*, за счет несовместимости размеров гипостома самца

*Ixodes pavlovskiy* и самки *I. persulcatus* (Филиппова, 2001) (рис. 5). У клещей группы Mesostigmata межвидовая репродуктивная изоляция обеспечивается химическими стимулами (Sonenshine, 2006).



**Рисунок 5.** Ротовые органы иксодовых клещей при копуляции: *A* – влагалище самки *Ixodes persulcatus*, *B* – проникновение гнатосомы *I. persulcatus* во влагалище самки того же вида, *C* – гнатосома клеща *Ixodes pavlovskiy*, *D* – несовместимость размеров половых органов двух видов (из Филиппова, 2001, подписи сокращены).

**Figure 5.** Mouthparts of ixodid ticks during copulation: *A* – vagina of *Ixodes persulcatus*; *B* – penetration of male gnathosoma of the same species into this vagina; *C* – gnathosoma of the tick *Ixodes pavlovskiy*; *D* – incompatibility of the size of sex organs in these two species (from Filippova, 2001, with other designations).

### Происхождение иксодовых клещей (палеонтологические и молекулярные данные)

Для решения вопроса о первичности или вторичности афагии самцов у клещей-иксодин необходимо рассмотреть существующие представления о происхождении основных групп клещей. К сожалению, прямые палеонтологические материалы не позволяют проследить ранние стадии формирования иксодид, ввиду отсутствия данных. Сохранившиеся в янтаре клещи принадлежат практически к существующим группам (ссылки см. Балашов, 1998; Nava et al., 2009).

Представления об эволюции клещей основаны на сравнительно-морфологических данных, а в последнее время – на результатах молекулярных исследований.

Согласно представлениям Хугстрала (Hoogstraal, 1978), основную роль в эволюции иксодовых клещей играли паразито-хозяинные отношения, причем первыми хозяевами иксодид были позднепалеозойские рептилии (300 mya). Становление группы происходило в раннем мезозое (200 mya) в условиях влажного теплого климата. Дальнейшее становление группы было связано с переходом на млекопитающих и датировано меловым периодом. При этом наиболее примитивными группами Хугстрал считал представителей родов *Ixodes* и *Haemaphysalis*.

В отечественной литературе в последней трети прошлого века господствовали представления о связи происхождения иксодовых клещей с мезозойскими млекопитающими (Филиппова, 1977; Балашов, 1989).

Полученные позднее молекулярные данные, однако, относят происхождение иксодовых клещей к более раннему периоду и связывают происхождение иксодид с позднепалеозойскими амфибиями. Так, на основании исследований митохондриальной ДНК у представителей 25 таксонов хелицерат было показано, что расхождение эволюционных стволов пауков, скорпионов, клещей (mites, т.е. клещей всех таксонов, кроме иксодоидных) и клещей иксодоидных (ticks) произошло в конце Палеозоя, т.е. значительно ранее, чем считалось согласно палеонтологическим находкам (Shao, Barker, 2007; Jeyaprakash, Hoy, 2009). Оценка времени расхождения (divergence time) для иксодовых клещей привела авторов к предположению, что первыми хозяевами иксодовых клещей более вероятно были амфибии, а не рептилии и млекопитающие (Jeyaprakash, Hoy, 2009).

Представления о древности иксодид были получены в ходе молекулярно-генетических исследований, выполненных другими авторами. Так, полное исследование митохондриального генома у клещей групп Prostriata и Metastriata (Black, Piesman, 1994; Black, Roehrdanz, 1999) показало, что у представителя рода *Ixodes* (*I. hexagonus*) последовательность генов более древняя, соответствует таковой мечехвоста *Limulus polyphemus* Linnaeus, 1758. При этом у Metastriata (*Rhipicephalus sanguineus*) последовательность генов изменена, и эти изменения характерны для всех Metastriata. Таким образом, по мнению авторов, клещи рода *Ixodes* являются более древней группой в сравнении с Metastriata.

В плане нашего анализа происхождения афагии самцов иксодид, работы, связывающие происхождение клещей с определенными группами членистоногих, в частности, с Holothyrida (Klompen, 2010), равно как и представления о зоогеографических аспектах становления группы (Beati, Klompen, 2019, и мн. др.) не представляют интереса, так как никаких данных об особенностях паразитирования или полового поведения, тем более о наличии или отсутствия афагии они не содержат.

На основании косвенных данных, касающихся строения ротового аппарата, слюнных желез, пищеварительной системы, поведения при нападении на хозяина, особенностей копуляции рецентных видов мы можем привести аргументы в пользу того, как возникла афагия самцов у представителей рода *Ixodes* и проанализировать первичный или вторичный характер этого феномена.

В пользу вторичности этого явления говорят такие факты, как развитые пищеварительные органы самцов иксодин и сохранение способности к питанию, т. е. сохранение способности присасываться к хозяину и поглощать небольшие порции крови. Для непитающихся самцов эти адаптации выглядят совершенно бесполезными, и могут рассматриваться как атавизмы. Таким образом, самцы и самки предков современных *Ixodinae* питались, а затем самцы утратили эту способность в ходе эволюции.

За первичность афагии самцов можно привести такой аргумент, как завершение сперматогенеза до начала питания (на нимфальной фазе развития), при котором питание не является необходимым, так как никоим образом не влияет на способность к оплодотворению (что наблюдается у всех самцов *Prostriata*).

По мнению автора (хочу подчеркнуть, что это только гипотеза, нуждающаяся в подтверждении дополнительными исследованиями), становление афагии самцов было непосредственно связано с первичным паразитированием предков иксодин именно на амфибиях. «Первые» самцы и самки иксодовых клещей обладали одинаковым ротовым аппаратом, пригодным как для прокалывания относительно тонких кожных покровов позднепалеозойских наземных амфибий, так и для копуляции. Скорее всего, и самцы и самки питались просто для поддержания жизнедеятельности и могли спариваться вне зависимости от питания. Питание при этом было достаточно кратковременным, но само питание кровью открывало широкие эволюционные перспективы (в частности, давало самке возможность произвести большее число яиц). В дальнейшем эволюционные пути иксодид разошлись. Часть из них приспособилась к прокалыванию все более и более толстых и ороговававших кожных покровов, что потребовало развития ротового аппарата (хелицер и гипостома) и, соответственно, удлинению времени питания, а это, в свою очередь, вызвало необходимость развития прикрепительных механизмов – в первую очередь, зубцов гипостома, а затем и трансформирования слюнных желез. Таким образом, первые этапы становления группы *Metastriata* были связаны с переходом к паразитированию на рептилиях (Hoogstraal, 1978), а потом – на покрытых перьями динозаврах, о чем свидетельствуют палеонтологические находки (Peñalver et al., 2017). В дальнейшем эти преадаптации позволили клещам данной группы перейти и к паразитированию на крупных подвижных млекопитающих и птицах. У этих клещей развились особые феромонные механизмы, которые заставляют самцов нападать только на то животное, на котором уже находятся прикрепившиеся питающиеся самки (Леонович, 2005), обеспечивая, таким образом, гарантированное оплодотворение. Способность образовывать прикрепительные структуры позволили клещам этой группы совершить многочисленные переходы к вторичному паразитированию на таких толстокожих животных, как черепахи (представители рода *Hyalomma*).

Клещи группы *Prostriata*, видимо, пошли иным путем. Сохранение сперматогенеза и овогенеза, завершенного на нимфальной стадии, дает определенные (хотя и неявные) преимущества. Самцы *Metastriata*, не нашедшие хозяина, обрекают свои гены на исключение из эволюционного процесса, в то время как самцы *Ixodes* способны

к многократному оплодотворению самок своего и даже других видов, создавая простор генетическому разнообразию (McCoy, Tirard, 2002; Kovalev et al., 2016). Таким образом, клещи группы Prostriata достигли не менее значимого эволюционного успеха, также перейдя к паразитированию на крупных подвижных млекопитающих за счет изменений ротового аппарата (развитие зубов гипостома и особых клеток слюнных желез, обеспечивающих длительное прикрепление к хозяину) только у самок, сохранив способность самок и самцов к оплодотворению без питания.

Таким образом, можно предположить, что афагия самцов у клещей группы Prostriata (род *Ixodes*) развилась у представителей этой группы вторично, но только в пределах этой группы, и представляет собой эволюционную адаптацию, обеспечивающую эволюционный успех группы.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках Государственной темы «Разработка современных основ систематики и филогенетики паразитических и кровососущих членистоногих» (Гос. регистрационный номер: АААА-А19-119020790133-6).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балашов Ю.С. 1989. Козволюция иксодовых клещей и наземных позвоночных. *Паразитология* 23 (6): 457–468. [Balashov Yu.S. 1989. Coevolution of ixodid ticks and terrestrial vertebrates. *Parazitologiya* 23 (6): 457–468. (In Russian)].
- Балашов Ю.С. 1998. Иксодовые клещи – паразиты и переносчики инфекций. СПб., Наука, 287 с. [Balashov Yu.S. 1998. *Ixodid ticks – parasites and vectors of infections*. St. Petersburg, Nauka, 287 pp. (In Russian)].
- Балашов Ю.С. 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб. Наука. 358 с. [Balashov Yu.S. 2007. *Parasitism of acarines and insects on terrestrial vertebrates*. SPb., Nauka, 358 pp. (In Russian)].
- Балашов Ю.С., Григорьева Л.А., Оливер Дж., 1998. Репродуктивная изоляция и межвидовая гибридизация иксодовых клещей группы *Ixodes ricinus* – *I. persulcatus* (Acarina, Ixodidae). *Энтомологическое обозрение* 77 (3): 713–721. [Balashov Yu.S., Grigoryeva L.A., Oliver J. 1998. Reproductive isolation and interspecific hybridization of ixodid ticks of the group группы *Ixodes ricinus* – *I. persulcatus* (Acarina, Ixodidae). *Entomologicheskoe obozrenie* 77 (3): 713–721. (In Russian)].
- Григорьева Л.А. 2001а. Гистопатологические изменения кожи мелких млекопитающих в местах питания *Ixodes trianguliceps*, *I. persulcatus* и *I. ricinus* (Ixodidae). *Паразитология* 35 (3): 177–183. [Grigoryeva L.A. 2001a. Histopathological changes of micromammalian skin in feeding places of the ticks *Ixodes trianguliceps*, *I. persulcatus* and *I. ricinus* (Ixodidae). *Parazitologiya* 35 (3): 177–183. (In Russian)].
- Григорьева Л.А. 2001б. Гистопатологические изменения кожи птиц в местах питания клещей рода *Ixodes* (Acari: Ixodidae). *Паразитология* 35 (6): 490–495. [Grigoryeva L.A. 2001b. Histopathologic changes of bird skin in feeding places of ticks of the genus *Ixodes* (Acari: Ixodidae). *Parazitologiya* 35 (6): 490–495. (In Russian)].
- Григорьева Л.А., 2002. Гистопатологические изменения кожи ящериц (Reptilia: Lacertidae) в местах питания клещей рода *Ixodes* (Acari: Ixodidae). *Паразитология* 36 (5): 375–378. [Grigoryeva L.A. 2002. Histopathologic changes in a skin of lizard (Reptilia: Lacertidae) in feeding places of ticks of the genus *Ixodes* (Acari: Ixodidae). *Parazitologiya* 36 (5): 375–378. (In Russian)].
- Леонович С.А. 1981. О наличии полового феромона у иксодового клеща *Hyalomma asiaticum* (Ixodidae). *Паразитология* 15 (2): 150–156. [Leonovich S.A. 1981. On the presence of a sexual pheromone in the ixodid tick *Hyalomma asiaticum* (Ixodidae). *Parazitologiya* 15 (2): 150–156. (In Russian)].

- Леонович С.А. 2005. Сенсорные системы паразитических клещей. СПб., Наука, 232 с. [Leonovich S.A. 2005. Sensory systems of parasitic ticks and mites. Saint-Petersburg, Nauka, 232 pp. (In Russian)].
- Леонович С.А., 2019а. Сравнительный анализ особенностей полового поведения иксодовых клещей (Ixodidae). *Паразитология* 53 (4): 294–306. [Leonovich S.A. 2019a. Comparative analysis of sexual behavior in ixodid ticks (Ixodidae). *Parazitologiya* 53 (4): 294–306. (In Russian)].
- Леонович С.А. 2019b. О типах паразитизма иксодовых клещей (Ixodidae). *Паразитология* 53 (5): 416–420. [Leonovich S.A. 2019b. Types of parasitism of hard ticks (Ixodidae). *Parazitologiya* 53 (5): 416–420. (in Russian)]. <https://doi.org/10.1134/S0031184719050053>
- Померанцев Б.И. 1950. Иксодовые клещи (Ixodidae). Фауна СССР. Паукообразные. Т. 4. Вып. 2. М.-Л.: Изд-во АН СССР. [Pomerantsev B.I. 1950. Ixodovye kleshchi (Ixodidae). Fauna SSSR. Paukoobraznye, 4 (2), Moscow. Izd AN SSSR (In Russian)].
- Репкина Л.В. 1973. Встречаемость оплодотворенных голодных самок *Ixodes persulcatus* P. Sch. в природе. *Медицинская паразитология и паразитарные болезни* 2: 237–239. [Repkina L.V. 1973. Vstrechaemost' oplodotvorennykh golodnykh samok *Ixodes persulcatus* P. Sch. v prirode. *Meditinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni* 2: 237–239. (In Russian)].
- Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae): Морфология, систематика, экология, медицинское значение 1985 . Л.: Наука, 420 с. [Taiga tick *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae): Morphology, taxonomy, medical importance. Leningrad, Nauka, 420 pp. (In Russian)].
- Филиппова Н.А. 2001. Многоступенчатый механизм репродуктивной изоляции близкородственных видов *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskiy* (Ixodidae) в области симпатрии. *Паразитология* 35 (5): 361–375. [Filippova N.A. 2001. Multistage mechanism of reproductive isolation of closely related species *Ixodes persulcatus* and *I. pavlovskiy* (Ixodidae) in sympatric area. *Parazitologiya* 35 (5): 361–375. (In Russian)].
- Филиппова Н.А. 1977. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae Фауна СССР. Новая серия, № 114. Паукообразные. Т. 4. Вып. 4. Ленинград, Наука. [Filippova N.A. 1977. Ixodovye kleshchi podsemeystva Ixodinae. Fauna SSSR, Novaya seriya, 114, Paukoobraznye, Vol. 3, no. 4, Leningrad. Nauka. (In Russian)]
- Arthur D.R. 1962. Ticks and diseases. Oxford, Pergamon Press, 316 pp.
- Beati L., Klompen H. 2019. Phylogeography of ticks (Acari: Ixodida). *Annual review of Entomology*. DOI 10.1146/annurev-ento-020117-043027
- Black W.C., Piesman J. 1994. Phylogeny of hard and soft tick taxa (Acari: Ixodida) based on mitochondrial 16S rDNA sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* 91: 10034-10038. <https://doi.org/10.1073/pnas.91.21.10034>
- Black W.C., Roehrdanz R.L. 1999. Mitochondrial gene order is not conserved in arthropods: Prostriate and Metastriate tick mitochondrial genomes. *Molecular Biology and Evolution* 15 (12): 1772–1785. DOI:10.1093/oxfordjournals.molbev.a025903
- Bouman E.A. P., Zemek R., Dusbábek F., Socha R. 1999. Sexual behavior of the sheep tick, *Ixodes ricinus* (L.) (Acari, Ixodidae). *Proceedings of the 3rd International Conference on Urban Pests (Prague, 1999)* (Hronov, Czech Republic, 1999): 255–260.
- Emmanouel N., Pelekassis, C., Santas, L. 1983. Harmful mesostigmatic mites ectoparasitic to honey bees. *Entomologia Hellenica*, 1: 17–23. <https://doi.org/10.12681/eh.13889>
- Hermann C., Gern L. 2015. Search for blood or water is influenced by *Borrelia burgdorferi* in *Ixodes ricinus*. *Parasites and Vectors* 8: 6. <https://doi.org/10.1186/s13071-014-0526-2>
- Hoogstraal H. 1978. Biology of ticks. In: Tick borne diseases and their vectors. Ed: J.K.H Wilde. Proc. Internat. Conf., Edimburgh, September–October, University of Edinburgh, Centre for tropical veterinary medicine, Edinburgh. 3–14.
- Hornok S. 2020a. *Dermacentor marginatus* (Sulzer, 1776) In Ticks of Europe and North Africa. A guide to species identification A. Estrada-Peña, A. Mihalca, T.N. Petney (Editors). Springer, 281–286. [doi.org/10.1007/978-3-319-63760-0](https://doi.org/10.1007/978-3-319-63760-0)

- Hornok S. 2020b. *Ixodes ariadnae* Hornok, 2014, In Ticks of Europe and North Africa. A Guide to Species Identification A. Estrada-Peña, A. Mihalca, T.N. Petney (Editors). Springer, 109–113. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-63760-0>
- Jeyaparakash A., Hoy M.J. 2009. First divergence time estimate of spiders, scorpions, mites and ticks (subphylum: Chelicerata) inferred from mitochondrial phylogeny. *Experimental and Applied Acarology* 17: 1–18. <https://doi.org/10.1007/s10493-008-9203-5>
- Klompen H., 2010. Holothyrids and ticks: new insights from larval morphology and DNA sequencing, with the description of a new species of *Diplothyridus* (Parasitiformes: Neothyridae). *Acarologia* 50 (2): 269–285. DOI: 10.1051/acarologia/20101970
- Klompen J.S.H., Black W.C., Keirans J.E., Oliver J.H. 1996 . Evolution of ticks. *Annual Review of Entomology* 41: 141–161. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.001041>
- Knülle W., Rudolf D. 1982. Chapter 2. Humidity relationships and water balance of ticks. *Physiology of ticks*, 43–70. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-024937-7.50007-X>
- Kovalev S.Y. 2016. Natural hybridization between *Ixodes ricinus* and *Ixodes persulcatus* ticks evidenced by molecular genetics methods. *Ticks and tick-borne diseases* 7 (1). DOI:10.1016/j.ttbdis.2015.09.005
- Leonovich S.A., Dusbabek F. 1991. Pheromone receptive subsystem in ticks: correlation between stimulus conducting structures and evolution of behavior. *Modern Acarology* (Academia (Prague) and SPB Publ. (The Hague) 1: 53–58.
- McCoy K.D., Tirard C. 2002. Reproductive strategies of the seabird tick *Ixodes uriae* (Acari: Ixodidae). *Journal of Parasitology* 88 (4): 813–816. doi: 10.1645/0022-3395(2002)088[0813:RSOTST]2.0.CO; 2
- Mihalca A.D., Dumitrache M.O., D'Amico G. 2020a. *Rhipicephalus rossicus* Yakimov and Kol-Yakimova, 1911. In Ticks of Europe and North Africa. A Guide to Species Identification A. Estrada-Peña, A. Mihalca, T.N. Petney (Editors), Springer, 311–316. [doi.org/10.1007/978-3-319-63760-0](https://doi.org/10.1007/978-3-319-63760-0)
- Mihalca A.D., Pfäffle M.P., Petney T.N. 2020b. *Hyalomma dromedarii* Koch, 1844. In Ticks of Europe and North Africa. A Guide to Species Identification A. Estrada-Peña, A. Mihalca, T.N. Petney (Editors), Springer, 365–370. [doi.org/10.1007/978-3-319-63760-0](https://doi.org/10.1007/978-3-319-63760-0)
- Mysterud A., Hatlegjerde I.L., Sørensen O.J. 2014. Attachment site selection of life stages of *Ixodes ricinus* ticks on a main large host in Europe, the red deer (*Cervus elaphus*). *Parasites and Vectors* 7, 510. <https://doi.org/10.1186/s13071-014-0510-x>
- Nava S., Guglielmo A.A., Mangold A.J. 2009. An overview of systematics and evolution of ticks. *Frontiers in Bioscience* 14: 2857–2877. <http://www.bioscience.org/current/vol14.htm>
- Otranto D., Dantas-Torres F., Santos-Silva M.M. 2020. *Ixodes ricinus* (Linnaeus, 1758) In Ticks of Europe and North Africa. A Guide to Species Identification. A. Estrada-Peña, A. Mihalca, T.N. Petney (Editors), Springer, 189–196. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-63760-0>
- Peñalver E., Arillo A., Delclòs X., Peris D., Anderson S.R., Nascimbene P.C., Pérez-de la Fuente R. 2017. Ticks parasitized feathered dinosaurs as revealed by Cretaceous amber assemblages. *Nature Communications* 8, article number 1924. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-01550-z>
- Pfäffle M.P., Petney T.N., Santos-Silva M.M. 2020a. *Ixodes acuminatus* Neumann, 1901 In Ticks of Europe and North Africa. A Guide to Species Identification. A. Estrada-Peña, A. Mihalca, T.N. Petney (Editors), Springer, 173–178. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-63760-0>
- Pfäffle M.P., Petney T.N., Jaenson T.G.T. 2020b. *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930. In Ticks of Europe and North Africa. A Guide to Species Identification A. Estrada-Peña, A. Mihalca, T.N. Petney (Editors), Springer, 197–204. [doi.org/10.1007/978-3-319-63760-0](https://doi.org/10.1007/978-3-319-63760-0)
- Philips J.S., Sonenshine D.E. 1993. Role of the male claw sensilla in the perception of female mounting sex pheromone in *Dermacentor variabilis*, *Dermacentor andersoni* and *Amblyomma americanum*. *Experimental and Applied Acarology* 17: 631–653.
- Sándor A.D. 2020a. *Ixodes canisuga* Johnston, 1849. In Ticks of Europe and North Africa. A Guide to Species Identification A. Estrada-Peña, A. Mihalca, T.N. Petney (Editors), Springer, 137–142. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-63760-0>

- Sándor A.D. 2020b. *Ixodes hexagonus* Leach, 1815 In Ticks of Europe and North Africa. A Guide to Species Identification A. Estrada-Peña, A. Mihalca, T.N. Petney (Editors), Springer, 147–152. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-63760-0>
- Sándor A.D. 2020c. *Ixodes lividus* Koch, 1844. In Ticks of Europe and North Africa. A Guide to Species Identification A. Estrada-Peña, A. Mihalca, T.N. Petney (Editors), Springer, 157–162. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-63760-0>
- Shao R., Barker S.C. 2007. Mitochondrial genomes of parasitic arthropods: implications for studies of population genetics and evolution. *Parasitology* 134, 153–167.
- Sonenshine D.E. 2006. Tick pheromones and their use in tick control. *Annual Review of Entomology* 51: 557–80. doi: 10.1146/annurev.ento.51.110104.151150

## MALE APHAGIA IN IXODID TICKS OF THE SUBFAMILY IXODINAE

S. A. Leonovich

**Keywords:** ixodid ticks, Ixodinae, aphagia, mouthparts, copulation

### SUMMARY

The analysis of available data on the structure of mouthparts, salivary glands, and behavior in two main groups of hard ticks (Prostriata and Metastrata), and also of molecular-genetic data revising the origin of hard ticks from new point of view, allowed the author to propose a hypothesis of the secondary character of male aphagia in representatives of the subfamily Ixodinae (genus *Ixodes*). Positive aspects of this phenomenon that had stipulated the evolutionary success of this subfamily, comparable with that in other representatives of other hard tick genera (group Metastrata).

УДК 576.895.775:598.2

## БЛОХИ (SIPHONAPTERA) НА ЮГЕ РОССИИ

© 2022 г. Б. К. Котти<sup>а, с, \*</sup>, В. В. Стахеев<sup>б, \*\*</sup>

<sup>а</sup> ФГАОУ ВО «Северо-Кавказский федеральный университет»,  
ул. Пушкина, 1, Ставрополь, 355009 Россия

<sup>б</sup> Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
«Федеральный исследовательский центр Южный научный центр  
Российской академии наук», ул. Чехова 41, Ростов-на-Дону, 344006 Россия

<sup>с</sup> ФКУЗ «Ставропольский противочумный институт» Роспотребнадзора,  
ул. Советская, 13, Ставрополь, 355035 Россия

\*e-mail: boris\_kotti@mail.ru

\*\*e-mail: stvaleriy@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.06.2022 г.

После доработки 02.07.2022 г.

Принята к публикации 04.07.2022 г.

Блохи – временные эктопаразиты млекопитающих и птиц – являются важным объектом исследований в эпидемиологии и зоогеографии. Будучи связанными с телом хозяина только в течение части жизненного цикла, в остальное время они находятся под влиянием условий температуры и влажности окружающей среды. В связи с этим распространение многих видов не совпадает с размещением их хозяев и требует специального исследования. Наша цель состояла в характеристике фауны блох млекопитающих и птиц в Волго-Донском междуречье, Предкавказье и на северном склоне Большого Кавказа. Блохи большинства видов паразитируют здесь на широком круге хозяев, включающем представителей разных родов, подсемейств или семейств. Паразиты 57 видов распространены в соответствующих биотопах по всей территории Юга России. Несколько видов обитают на равнине и не встречены на Большом Кавказе; другие, наоборот, обитают только в горах.

**Ключевые слова:** блохи, млекопитающие, птицы, специфичность, распространение, Юг России, ландшафты.

**DOI:** 10.31857/S0031184722040020, **EDN:** FGGTKE

Блохи – паразиты млекопитающих и птиц, первостепенные переносчики в природных очагах чумы. Настоящая статья посвящена выявлению особенностей распространения и паразито-хозяинных связей видов блох на территории обширного региона, эндемичного по чуме. Чума – особо опасная болезнь человека, существующая почти всесветно в природных очагах. Природные очаги чумы на юге России известны на-

чиная с 1913 г. (Онищенко и др., 2004; Кутырев, Попова, 2016). Значительное разнообразие видов блох, от которых в природе был выделен возбудитель заболевания, их способность передавать чуму показывают широкие возможности трансмиссии микроба (Медведев, Вержущий, 2019; Медведев и др., 2019, 2020, 2021).

Основополагающие труды по разнообразию блох Юга России – это «Определитель блох (Suctoria – Aphaniptera) Юго-Востока СССР» (Иофф, Тифлов, 1954), «Источники и переносчики чумы и туляремии» (Миронов и др., 1965), «Определитель блох Кавказа» (Тифлов и др., 1977) и «Видовое разнообразие блох (Siphonaptera) Кавказа» (Котти, 2014). Наши предыдущие работы (Котти, 2015, 2016; 2018; Котти, Забашта, 2018; Котти и др., 2019, 2020, 2021; Котти, Жильцова, 2019; Котти, Артюшина, 2020) направлены на анализ видового состава, распространения, паразито-хозяйственных связей и эпизоотологического значения блох отдельных областей Юга России. В настоящем сообщении рассмотрены результаты многолетних исследований фауны блох всего этого региона.

### **Расположение и природные условия**

Исследованная территория включает Волго-Донское междуречье, Предкавказье и северный макросклон Большого Кавказа. В восточной части Волго-Донского междуречья и Предкавказья (Северо-Западный Прикаспий) представлены полупустынные, а в западной – степные ландшафты. В Центральной части Предкавказья распространены лесостепные, а на Большом Кавказе – предгорные, среднегорные и высокогорные ландшафты.

Регион относится к Восточно-Европейской равнинной физико-географической стране и Кавказской горной стране. Общая площадь 618 тыс. км<sup>2</sup>.

Здесь находятся Центрально-Кавказский высокогорный, Терско-Сунженский низкогорный, Дагестанский равнинно-предгорный, Прикаспийский Северо-Западный степной, Прикаспийский песчаный и Восточно-Кавказский высокогорный природные очаги чумы.

В административном отношении это Астраханская, Волгоградская, Ростовская области, Краснодарский и Ставропольский края, республики Адыгея, Дагестан, Ингушская, Кабардино-Балкарская, Калмыкия, Карачаево-Черкесская, Северная Осетия-Алания, Чеченская.

Разнообразие фауны на юге России обусловлено многообразием природных условий и особенностями палеогеографии. Сведения о населении птиц и млекопитающих этой территории изложены на основании материалов ряда сводок и монографий (Темботов, Казаков, 1982; Соколов, Темботов, 1989; Комаров, 2002, 2003; Тарасов, 2002; Белик и др., 2003; Комаров, Хохлов, 2003; Стахеев, 2008, 2019; Сижажева, 2012; Белик, 2021).

Различные условия обитания зверей и птиц на территории юга России обуславливают и значительное разнообразие видового состава их блох. Обширные безлесные пространства населены разнообразными млекопитающими и птицами, роющими норы и устраивающими в них гнезда или использующими норы других теплокровных хозяев. Лесные биотопы дают возможность обитания животных в дуплах или среди ветвей. Особые условия обитания создают многочисленные скальные участки и осыпи.

Основу настоящей работы составляют материалы, собранные авторами в период с 2002 по 2021 г. в Адыгее, Дагестане, Карачаево-Черкесии, Ростовской обл., Северной Осетии, Краснодарском крае, Калмыкии. Идентифицированы блохи, полученные в те же сроки от С.И. Гоменко, А.А. Забашты, Р.В. Зуева, Ю.Е. Комарова, Е.П. Куджевой, А.Н. Романа, В.А. Тельпова, К.В. Харина и К.Ю. Шкарлета. В общей сложности была определена видовая принадлежность свыше 32 тысяч экз. блох, собранных с 2120 млекопитающих, а также обнаруженных в результате обследования 983 гнезд птиц и зверей.

Полностью использованы материалы публикаций, перечисленных выше во введении. Ряд сведений был получен при работе с коллекционными фондами и архивными материалами Ставропольского научно-исследовательского противочумного института, Зоологического института РАН (ЗИН РАН), Дагестанской, Кабардино-Балкарской, Причерноморской и Элистинской противочумных станций.

В итоге мы располагаем данными о видовом разнообразии блох на следующих видах хозяев, их нор и гнезд. Названия млекопитающих и птиц приведены в соответствии со специальными руководствами (Коблик, Архипов, 2014; Лисовский и др., 2019).

### Млекопитающие (Mammalia)

Отряд насекомоядные (Eulipotyphla): белогрудый (*Erinaceus roumanicus* Barrett-Hamilton) и ушастый (*Hemiechinus auritus* Gmelin) ежи, малая (*Crocidura suaveolens* (Pallas)) и белобрюхая *C. leucodon* (Hermann)) белозубки, бурозубка Волнухина (*Sorex volnuchini* Ognev), кавказская бурозубка (*S. satunini* Ognev), бурозубка Радде (*S. raddei* Satunin) и кутора Шелковникова (*Neomys teres* Miller), кавказский (*Talpa caucasica* Satunin) и малый (*T. levantis* Thomas) кроты.

Отряд рукокрылые (Chiroptera): двухцветный кожан (*Vespertilio murinus* L.), большой подковонос (*Rhinolophus ferrumequinum* Schreber), остроухая (*Myotis blythi* (Tomes)) и усатая (*M. mystacinus* (Kuhl)) ночницы, нетопырь-карлик (*Pipistrellus pipistrellus* (Schreber)) и малый (тонкоголосый) нетопырь (*P. pygmaeus* (Leach)), которых в данной работе мы рассматриваем на уровне надвида *P. pipistrellus* s. l., лесной нетопырь (*P. nathusii* (Keiserling et Blasius)), европейская широкоушка (*Barbastella barbastellus* (Schreber)).

Отряд хищные (Carnivora): шакал (*Canis aureus* L.), волк (*C. lupus* L.), енотовидная собака (*Nycteroites procyonoides* (Gray)), обыкновенная лисица (*Vulpes vulpes* (L.)), корсак (*V. corsac* (L.)), бурый медведь (*Ursus arctos* L.), горноста́й (*Mustela erminea* L.), ласка (*M. nivalis* L.), степной хорь (*M. eversmanni* Lesson), перевязка (*Vormela peregusna* (Gueldenstaedt)), лесная (*Martes martes* (L.)) и каменная (*M. foina* (Erxleben)) куницы, европейский барсук (*Meles meles* (L.)).

Отряд грызуны (Rodentia): обыкновенная белка (*Sciurus vulgaris* L.), малый суслик (*Spermophilus pygmaeus* (Pallas)), лесная соя (*Dryomys nitedula* (Pallas)), полчок (*Glis glis* (L.)), клухорская мышовка (*Sicista kluchorica* Sokolov et al.), мохноногий тушканчик (*Dipus sagitta* (Pallas)), обыкновенный емуранчик (*Stylodipus telum* (Lichtenstein)), большой (*Allactaga major* (Kerr)) и малый (*A. elater* (Lichtenstein)) тушканчики, тарбаганчик (*Pygeretmus pumilo* (Kerr)), обыкновенный (*Spalax microphthalmus* Gueldenstaedt) и гигантский (*S. giganteus* Nehring) слепыши, серый хомячок (*Cricetulus migratorius* (Pallas)), обыкновенный (*Cricetus cricetus* (L.)) и предкавказский (*Mesocricetus raddei* (Nehring)) хомяки, прометеева (*Prometheoys schaposchnikovi* Satunin) и рыжая (*Myodes glareolus* (Schreber)) полевки, обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus* (Pallas)), водяная (*Arvicola amphibius* (L.)), гудаурская (*Chionomys gud* Satunin), малоазийская (*C. roberti* (Thomas)), дагестанская (*Microtus daghestanicus* Shidlovsky), кустарниковая (*M. majori* (Thomas)), обыкновенная (*M. arvalis* (Pallas)), восточноевропейская (*M. rossiaemeri-*

*onalis* Ognev) и общественная (*M. socialis* (Pallas)) полевки, полуденная (*Meriones meridianus* (Pallas)) и тамарисковая (*M. tamariscinus* (Pallas)) песчанки, полевая (*Apodemus agrarius* (Pallas)), европейская лесная (*Sylvaemus sylvaticus* (L.)), малая лесная (*S. uralensis* (Pallas)), степная (*S. witherbyi* (Thomas)), желтогорлая (*S. flavicollis* (Melchior)), кавказская (*S. ponticus* (Sviridenko)), домовая (*Mus musculus* L.) и курганчиковая (*M. specilegus* (Petenyi)) мыши.

Обыкновенная и восточноевропейская полевки анализировались нами на уровне надвидового комплекса *M. arvalis* s. l.

### Птицы (Aves)

Отряд гусеобразные: огарь (*Tadorna ferruginea* (Pallas)), пеганка (*T. tadorna* (L.)).

Отряд соколообразные: бородач (*Gypaetus barbatus* (L.)), степная пустельга (*Falco naumanni* (Fleischer)).

Отряд курообразные: кавказский улар (*Tetraogallus caucasicus* (Pallas)).

Отряд голубеобразные: сизый голубь (*Columba livia* Gmelin).

Отряд совообразные: домовый сыч (*Athene noctua* (Scopoli)).

Отряд воробьеобразные: береговая (*Riparia riparia* (L.)) и горная (*Ptyonoprogne rupestris* (Scopoli)) ласточки, воронок – (*Delichon urbica* (L.)), малый (*Calandrella cinerea* (Gmelin)), серый (*Calandrella rufescens* (Vieillot)) и степной (*Melanocorypha calandra* (L.)) жаворонки, желтая (*Motacilla flava* L.), горная (*M. cinerea* Tunstall) и белая (*M. alba* L.) трясогузки, обыкновенный скворец (*Sturnus vulgaris* L.), сойка – (*Garrulus glandarius* (L.)), клушица (*Pyrrhocorax pyrrhocorax* (L.)), альпийская галка (*P. graculus* (L.)), оляпка – (*Cinclus cinclus* (L.)), крапивник *Troglodytes troglodytes* (L.), лесная завирушка (*Prunella modularis* (L.)), пеночка-теньковка (*Phylloscopus collybita* (Vieillot)). мухоловка-белошейка (*Ficedula albicollis* (Temminck)), малая мухоловка (*F. parva* (Bechstein)), обыкновенная каменка (*Oenanthe oenanthe* (L.)), каменка-плясунья (*O. isabellina* (Temminck)), пестрый каменный дрозд (*Monticola saxatilis* (L.)), горихвостка-чернушка (*Phoenicurus ochruros* (S.G. Gmelin)), черный дрозд (*Turdus merula* L.), певчий дрозд (*T. philomelos* C.L. Brehm), московка (*Parus ater* L.), обыкновенная лазоревка (*P. caeruleus* L.), большая синица (*P. major* L.), обыкновенная пищуха (*Certhia familiaris* L.), домовый воробей (*Passer domesticus* (L.)), полевой воробей (*P. montanus* (L.)), снежный воробей (*Montifringilla nivalis* (L.)), обыкновенная (*Emberiza citrinella* L.) и горная (*E. cia* L.) овсянки.

По степени специфичности паразитов в выборе хозяина выделяют блох, паразитирующих на хозяевах одного вида (моноксенные, или ультраспецифичные паразиты) и на хозяевах нескольких видов из одного рода (олигоксенные паразиты). Кроме того, среди видов блох представлены плейоксенные виды, имеющие основных хозяев из нескольких родов одного семейства, а также поликсенные паразиты, хозяева которых принадлежат к разным семействам и даже отрядам (Балашов, 2009).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Блохи млекопитающих

**Блохи насекомоядных.** На равнине и в предгорьях Большого Кавказа обитают белогрудый и ушастый ежи и с ними блоха *Archaeosylla erinacei* (Bouche, 1835). На ушастом еже в условиях степной и полупустынной зон встречается *Echidnophaga gallinacea* (Westwood, 1875). Виды полупустынной и степной зон – малая и белобрюхая белозубки с блохой *Leptopsylla (Leptopsylla) algira* Jordan et Rothschild, 1911. Другой вид, *L. sexdentata* (Wagner, 1930), вероятно, тоже является паразитом землероек, и отмечен в горах Восточного Кавказа.

В мезофильных местообитаниях распространены кавказский и малый кроты и блоха *Palaeopsylla alpestris* Argуropulo, 1946. С кротами связан также малоизученный вид *P. osetica* Ioff, 1953.

С мезофильными биотопами лесостепной зоны, поясов широколиственных и хвойных лесов связаны буроzubки Волнухина, кавказская буроzubка и кутора Шелковникова, а также буроzubка Радде, живущая только на Большом Кавказе. Их паразит, *Palaeopsylla gromovi* Argуropulo, 1934, обитает на всей территории Большого Кавказа, а в Предкавказье – только в центральной части. Блоха *Doratopsylla dampfi* Argуropulo, 1935 паразитирует на всех этих землеройках только на Большом Кавказе.

**Блохи рукокрылых.** Во всех природных зонах и высотных поясах (кроме альпийского) обитают паразиты рыжей вечерницы – *Ischnosyllus elongatus* (Curtis, 1832) и блоха двухцветного кожана *I. obscurus* (Wagner, 1898).

В степной и лесостепной зонах, а также в поясах широколиственных лесов и темнохвойных лесов на большом подковоносе паразитирует *Rhinolophopsylla unipectinata* (Taschenberg, 1880). Остроухая и усатая ночницы здесь – хозяева блох *Ischnosyllus dolosus* Dampf, 1912 и *I. intermedius* (Rothschild, 1898). Нетопырь-карлик обитает с блохами *Nycteridopsylla. eusarca* Dampf, 1908, *I. octactenus* (Kolenati, 1856), *I. intermedius* (Rothschild, 1898) и *N. pentactena* (Kolenati, 1856); на лесном нетопыре паразитирует *I. variabilis* (Wagner, 1898). У европейской широкоушки обнаружен только *I. intermedius*. На позднем кожане тоже встречен паразит *I. intermedius*, а на двухцветном кожане – этот же вид паразита, *N. dictena* (Kolenati, 1856) и *I. obscurus* (Wagner, 1898).

**Блохи хищных.** По всей территории, за исключением городских поселений, распространены хищные млекопитающие из семейств псовые, куницы и кошачьи и с ними их блохи. Так, *Pulex irritans* L., 1758 – паразит шакала, волка, корсака, обыкновенной лисицы, степного хоря, перевязки, барсука. Кошачья блоха *Ctenocephalides felis* (Bouche, 1835) связана с домашней кошкой, но может нападать и на других зверей, *C. canis* (Curtis, 1826), паразитирует, кроме основного хозяина, у домашней собаки, обыкновенной лисицы, корсака и шакала. *Chaetopsylla homoea* Rothschild, 1906 – блоха ласки и горносталя. Общими паразитами для псовых (обыкновенная лисица, шакал, енотовидная собака) и обыкновенного барсука являются *C. globiceps* (Taschenberg, 1880) и *C. trichosa* Kohaut, 1903. Вместе с тем, обыкновенный барсук – единственный хозяин *Paraceras melis* (Walker, 1856). Среди других представителей куниц два вида куниц (род *Martes*) служат хозяевами для *Chaetopsylla mirabilis* Ioff et Argуropulo, 1934, *C. caucasica* Smit, 1953 и *C. rothschildi* Kohaut, 1903. Бурый медведь с блохой *Chaetopsylla hyaenae* (Kolenati, 1846) в настоящее время сохранился только в горах.

**Блохи грызунов.** Некоторые паразиты представителей отряда грызунов паразитируют в горах и на равнинах у видов хозяев из разных семейств, таких как хомяковые и беличьи: это *Ctenophthalmus golovi* Ioff et Tiflov, 1930 и *C. orientalis* (Wagner, 1898). Другая блоха – *Ceratophyllus. sciurorum* (Schränk, 1803) – имеет аналогичное распространение, но связана с древесными грызунами из разных семейств – обыкновенной белкой, лесной соней и полчком.

Паразиты малого суслика на равнине и в горах: *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898), *Oropsylla idahoensis* (Baker, 1904), *N. setosa* (Wagner, 1898), *Frontopsylla semura* Wagner et Ioff, 1926. В степной и полупустынной зонах Северо-Западного Прикаспия обитает *Stenophthalmus pollex* Wagner et Ioff, 1926. Только в горной части ареала хозяина, в высокогорье, распространен *Rhadinopsylla li* Argyropulo, 1941.

Лесная соя и полчок – основные хозяева *Myoxopsylla jordani* Ioff et Argyropulo, 1934 лесных биотопов в горах и на равнине.

Тушканчики (сем. Dipodidae и Allactagidae) – обитатели полупустынной и степной зон – прокормители *Ophthalmosylla v. volgensis* (Wagner et Ioff, 1926), *Frontopsylla macrophthalma* Jordan et Rothschild, 1915, *Mesopsylla hebes dampfi* Wagner et Ioff, 1936, *M. lenis arenaria* Scalon, 1970 и *M. t. tuschkan* Wagner et Ioff, 1926.

В полупустынной зоне обитает гигантский слепыш с блохой *C. gigantospalacis* Ioff, 1929, а в степной и лесостепной зонах – обыкновенный слепыш с паразитом *Stenophthalmus spalacis* Jordan et Rothschild, 1911.

Блохи нескольких видов являются общими для представителей подсемейств хомячьих и полевочьих семейства хомяковые. Это *Callopsylla caspia* (Ioff et Argyropulo, 1934), *Frontopsylla caucasica* Ioff et Argyropulo, 1934, *Rhadinopsylla caucasica* Argyropulo, 1946, *Stenophthalmus intermedius* Argyropulo, 1935, *C. schuriscus* Ioff, 1940 на Большом Кавказе, *Megabothris turbidus* (Rothschild, 1909), *Amphipsylla rossica* Wagner, 1912, *Stenophthalmus golovi* Ioff et Tiflov, 1930, *Stenoponia ivanovi* Ioff et Tiflov, 1934, *Hystrichopsylla talpae* Curtis, 1825 и *H. satunini* Wagner, 1916 в горах и на равнине.

Представители подсемейства хомячьи служат основными хозяевами для ряда блох. Специфический паразит серого хомячка в восточной части гор и равнин юга России – *Amphipsylla schelkovnikovi* Wagner, 1909, но на нем встречается большое число паразитов, общих для этого зверька и обитающих совместно с ним других грызунов. *C. acuminatus* Ioff et Argyropulo, 1934 – паразит равнинного подвида предкавказского хомяка *Mesocricetus raddei planicola*. С горной формой данного вида *M. raddei avaricus* связан *C. rettigi* Rothschild, 1908 – другой представитель подрода *Palaeoctophthalmus*.

Полевки широко распространены по территории юга России. В любом районе встречается хотя бы один из видов этого подсемейства. Среди блох обыкновенной, кустарниковой, дагестанской, рыжей полевок есть виды, распространенные как на равнинах, так и в горах. Это *Nosopsyllus consimilis* (Wagner, 1898), *Megabothris turbidus* (Rothschild, 1909), *Amphipsylla rossica*, *Peromyscopsylla bidentata* (Kolenati, 1863), *C. w. wagneri* Tiflov, 1928. Другие блохи обитают только или преимущественно в горах. Это паразиты полевок, живущих исключительно в горной местности: прометеевой – *C. inornatus*; гудаурской и малоазийской – *Callopsylla saxatilis* (Ioff et Argyropulo, 1934), *C. kazbegiensis* Goncharov, 1980, *A. kuznetzovi* Wagner, 1912, *Paradoxopsyllus hesperius* Ioff, 1946, *Stenophthalmus chionomydis* Ioff et Rostigayev, 1950, *C. bifurcus* Ioff, 1940 и *Paraneopsylla dampfi* Ioff, 1946. Это блохи и других полевок, живущих на равнине и в горах: обыкновенной, кустарниковой, дагестанской – *Amalaraeus dissimilis daghestanicus* Labunets, 1982, *Leptopsylla nana* Argyropulo, 1946, *C. parvus* Argyropulo, 1935; водяной – *A. arvicolae* (Ioff, 1948), *M. walkeri* (Rothschild, 1902). Исключительно на равнинах, в степной и полупустынной зонах обитают, как и их хозяева, паразиты

общественной полевки *Rhadinopsylla acuminata* Ioff et Tiflov, 1946, *R. ucrainica* Wagner et Argyropulo, 1934, *C. secundus* Wagner, 1916 и блоха обыкновенной слепушонки *Xenopsylla magdaliniae* Ioff, 1935.

Блохи мышиных. По всей территории, за исключением высокогорий, распространена блоха *Nosopsyllus mokrzeckyi* (Wagner, 1916) – паразит мышей родов *Mus* и *Sylvaemus* вне построек человека. В рассматриваемом регионе этот вид связан с домовою, курганчиковою, европейскою лесною, малою лесною, кавказскою и степною мышами.

Другой вид блох – *L. segnis* (Schönherr) – блоха домовою мыши в человеческом жилище. В условиях степной зоны встречается и в открытых стациях. Еще один паразит синантропных грызунов на равнинах – *N. fasciatus* (Bosc, 1800) – блоха крыс рода *Rattus*, космополит. На территории юга России известна с серой крысы и других грызунов. *C. proximus* (Wagner, 1903) и *L. taschenbergi* (Wagner, 1898) – блохи практически всех видов мышей рода *Sylvaemus*, а последний вид – еще полевой и домовою мышей в лесостепных и степных ландшафтах равнин и на Большом Кавказе.

В полупустынях наиболее многочисленные грызуны тамарисковая и полуденная песчанки, а с ними *X. c. conformis* (Wagner, 1903), *N. l. laeviceps* (Rothschild, 1903), *Stenoponia vlasovi* Ioff et Tiflov, 1934, и *Coptopsylla bairamaliensis* Wagner, 1928, а на востоке зоны – *R. cedestis* Rothschild, 1913, *R. bivirgis* Rothschild, 1913, *Ctenophthalmus dolichus ustjurt* Ioff, 1940.

#### Блохи птиц

На равнинах и в горах юга России распространены паразиты птиц-склерофилов: городской и скальной ласточек *Ceratophyllus farreni* Rothschild, 1905 и *C. hirundinis* (Curtis, 1826), горихвостки-чернушки, горного конька, снежного воробья, горной и белой трясогузки, обыкновенной каменки – *Ceratophyllus borealis* Rothschild, 1907, *C. garei* Rothschild, 1902. Вероятно, два последних вида паразитируют также на многочисленных на равнинах кампофилах: степном, малом и сером жаворонках. Широко распространена и *C. s. styx* Rothschild, 1900, специфическая блоха другой, береговой ласточки, использующей для гнездования земляные норы.

Только в полупустыне и в степной зоне обитают блохи птиц-склерофилов: каменки-плясуньи *Frontopsylla f. alatau* Fedina, 1946, огаря и пеганки – *C. igii* Darskaya et Shiranovich, 1971. Единичны находки *C. spinosus* Wagner, 1903 с домового сыча в восточной части Предкавказья.

В лесостепной зоне, поясах широколиственных и темнохвойных лесов обитают блохи птиц-дендрофилов: обыкновенного скворца, черного и певчего дроздов, большой синицы, московки и лазоревки, пеночки-теньковки и крапивника, домового и полевого воробьев, зарянки, пищухи, лесной завирушки и обыкновенной горихвостки. Это *C. gallinae* (Schränk, 1803), *C. fringillae* (Walker, 1856), *C. pullatus* Jordan et Rothschild, 1920, *C. t. tribulis* Jordan, 1926, *Dasypsyllus gallinulae* (Dale, 1878). Они встречаются также в степной и полупустынной зонах, пойменных лесах и других биотопах с древостоем.

В субальпийском высотном поясе обитают блохи птиц-склерофилов: горной и городской ласточек: *Callopsylla waterstoni* (Jordan, 1925), *Ceratophyllus caliotus* Jordan, 1937, *C. rusticus* Wagner, 1903, *Frontopsylla laeta* Jordan et Rothschild, 1920; *Callopsylla*

*gemina* (Ioff, 1946) – блоха дикого сизого голубя и клушицы; *C. gypaetina* Peus, 1978 – паразит бородача; *Ceratophyllus e. enefdeae* Ioff, 1950 – блоха пестрого каменного дрозда и снежного воробья; *C. vagabundus dimi* Mikulin, 1958 – паразит альпийской галки; *Frontopsylla frontalis gud* Аргуговуло, 1935 найден на кавказском уларе. Хозяева *C. (E.) frigoris* Darskaya, 1950: горихвостка-чернушка, горный конек, горная и белая трясогузки, обыкновенная каменка, снежный воробей.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Список блох млекопитающих и птиц юга России включает 131 вид из 36 родов. Самая большая группа – 57 видов 26 родов – это блохи, распространенные на равнинной территории и в горах.

Для 42 видов из 19 родов распределение ограничено Большим Кавказом. В этом списке 6 родов с исключительно горными видами, паразитами мелких млекопитающих: *Tarsopsylla*, *Callopsylla*, *Amalaraeus*, *Doratopsylla*, *Paraneopsylla*, *Atyphloceras*. Среди них – эндемики юга России: *C. kazbegiensis*, *Amalaraeus improvisus*. Эндемичные виды из других родов – обитатели гор: *Ctenophthalmus dagestanicus*, *C. kazbek*, а также встреченный в горах и на равнине *Palaeopsylla osetica*.

В лесных поясах среднегорий обитают все блохи летучих мышей, ряда грызунов (*Myoxopsylla jordani*, *Ceratophyllus sciurorum*, *Tarsopsylla octodecimdentata*) и птиц (*C. gallinae*, *C. fringillae*, *C. pullatus*, *C. tribulis*).

Анализ распространения эктопаразитов млекопитающих, обитателей лесных и луговых поясов, выявил дизъюнкцию ареалов ряда видов на территории, расположенной между лесной зоной средней полосы Восточно-Европейской равнины и лесным и луговым поясами Кавказа. Однако разрывы ареалов неполные из-за отсутствия разрыва в пойменных биотопах речных долин. Такие особенности распространения присущи, в частности, паразиту обыкновенной белки, лесной сони и полчка – блохе *Ceratophyllus sciurorum*. Аналогичная дизъюнкция ареала у блох *Megabothris turbidus*, *Peromyscopsylla bidentata* и *Hystrichopsylla talpae*, паразитирующих на мезофильных полевках рода *Myodes* и подрода *Microtus*, а также у блохи *Leptopsylla taschenbergi* – паразите малой лесной, кавказской, степной и домово́й мышей.

На территории лесной зоны европейской части России, лесных и луговых поясов Кавказа отмечаются также примеры викаривания видов блох различных групп хозяев. Так, в направлении с севера на юг на полевках блоху *Rhadinopsylla integella casta* Jordan сменяет *R. caucasica* Аргуговуло; на кротах блоху *Palaeopsylla minor* (Dale) сменяют *P. alpestris* Аргуговуло и *P. caucasica* Ioff; на землеройках-бурозубках и кротках – блоху *P. soricis starki* Wagner (этот вид проникает в степную и полупустынную зоны с севера по долинам рек) и *Doratopsylla dasyncnema* (Rothschild) на Кавказе сменяют *Palaeopsylla gromovi* Аргуговуло и *Doratopsylla dampfi* Аргуговуло; на мышках рода *Sylvaemus* блоху *Ctenophthalmus agyrtes* заменяет *C. proximus*; на буром медведе блоху *Chaetosylla hyaenae* сменяет *Ch. tuberculiceps*.

Европейско-дальневосточные дизъюнктивные ареалы присущи блохам рода *Archaeopsylla*, подрода *Hystroceras* рода *Hystrichopsylla*, номинативного подрода рода *Doratopsylla*.

Иной характер дизъюнкции у ареалов блох обыкновенной, кустарниковой, гудзурской и малоазийской полевок, разобщенные участки которых лежат на Кавказе, в горах Средней и Центральной Азии, Южной Сибири. Это *Callopsylla caspia*, *Frontopsylla caucasica*, *Paradoxopsyllus hesperius*, *Amphipsylla kuznetzovi*, *Stenophthalmus golovi*. Части разорванных ареалов других паразитов полевок, *Atyphloceras nuperum* и *Callopsylla saxatilis*, расположены в горных странах Южной Европы и на Кавказе.

Полупустынными, степными и лесостепными ландшафтами равнин ограничено распространение 31 вида. В их числе 15 видов обитают только в полупустынной зоне, в полупустынной и степной – 7, во всех трех зонах распространены 11 видов. Преимущественно на равнине встречаются представители родов *Echidnophaga* на насекомоядных и хищных, *Coptopsylla*, *Ophthalmopsylla* и *Mesopsylla* на грызунах.

Рассмотренные материалы показывают, как велика роль Большого Кавказа как центра таксономического разнообразия блох. Наличие викарирующих видов свидетельствует о существовании в раннем кайнозое многочисленных фаунистических связей с другими регионами.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на базе коллекции блох ФКУЗ «Ставропольский противочумный институт» Роспотребнадзора. Полевые работы по отлову мелких млекопитающих выполнены в рамках реализации ГЗ ЮНЦ РАН, № гр. проекта 122020100332-8.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балашов Ю.С. 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб., Наука, 357 с. [Balashov Ju.S. 2009. Parasitism of acarines and insects on terrestrial vertebrates. SPb., Nauka, 357 pp. (In Russian)].
- Белик В.П. 2021. Птицы Южной России. Ростов-на-Дону – Таганрог, Изд.-во Южного федерального университета, т. 1, 812 с. [Belick V.P. 2021. Birds of Southern Russia. Rostov-on-Don – Taganrog. Izdatelstvo Yuzhnogo federalnogo universiteta, t. 1, 812 pp. (In Russian)].
- Белик В.П., Поливанов В.М., Тильба П.А., Джамирзоев Г.С., Музаев В.М., Букреева О.М., Русанов Г.М., Реуцкий Н.Д., Мосейкин В.Н., Чернобай В.Ф., Хохлов А.Н., Ильях М.П., Мнацеканов Р.А., Комаров Ю.Е. 2003. Современные популяционные тренды гнездящихся птиц Южной России. Стрепет 1: 10–30. [Belick V.P. Polivanov V.M., Tilba P.A., Jamirzoev G.S., Muzaev V.M., Bukreeva O.M., Rusanov G.M., Reutsky N.D., Moseikin V.N., Chernobai V.F., Khokhlov A.N., Ilyukh M.P., Mnatsekanov R.A., Komarov Yu.E. 2003. Sovrmennye populyatsionnye trendy gnezdyaschichsya ptits Yuzhnoi Rossii. Strepet 1: 10–30. (In Russian)].
- Дятлов А.И., Антоненко А.Д., Грижебовский Г.М., Лабунец Н.Ф. 2001. Природная очаговость чумы на Кавказе. Ставрополь, 345 с. [Dyatlov A.I., Antonenko A.D., Grizhebovskiy G.M., Labunets N.F. 2001. Natural plague focality in the Caucasus. Stavropol, 345 pp. (In Russian)].
- Иофф И.Г., Тифлов В.Е., 1954. Определитель блох (Suctoria – Aphaniptera) Юго-Востока СССР. Ставрополь, Ставропольское книжное издательство, 201 с. [Ioff I.G., Tiflov V.E. 1954. Key to identification of fleas (Suctoria – Aphaniptera) of South-East of the USSR. Stavropol, Stavropolskoe knizhnoe izdatelstvo, 201 pp. (In Russian)].
- Коблик Е.А., Архипов В.Ю. 2014. Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР: списки видов. «Зоологические исследования», 14. Москва: Т-во научных изданий КМК. 171 с. [Koblik E.A., Arkhipov V.Yu. 2014. Avifauna of the States of Northern Eurasia (former USSR): Checklists. Zoologicheskie issledovania, 14. Moscow, KMK Scientific Press Ltd, 171 pp].

- Комаров Ю.Е. 2002. Орнитонаселение равнинных ландшафтов Северной Осетии – Алании Кавказский орнитологический вестник (Ставрополь) 14: 38–50. [Komarov Yu. E. 2002. Ornithonaseleniye ravninykh landschaftov Severnoy Osetiyi – Alaniyi Kavkazskiy Ornithologicheskii Vestnik (Stavropol) 14: 38–50. (In Russian)].
- Комаров Ю.Е. 2003. Антропогенный орнитокомплекс равнинной части Северной Осетии – Алании Кавказский орнитологический вестник (Ставрополь) 15: 43–60. [Komarov Yu.E. 2003. Antropogennyi ornitokompleks ravninnoi chasti Severnoy Osetii –Alaniyi Kavkazskiy Ornithologicheskii Vestnik (Stavropol) 15: 43–60. (In Russian)].
- Комаров Ю.Е., Хохлов А.Н. 2003. Животное население лесов Республики Северная Осетия-Алания. Ставрополь, СГУ, 67 с. [Komarov Yu.E., Chochlov A.N. 2003. Zhivotnoye naseleniye lesov Respubliki Severnaya Osetiya – Alaniya. Stavropol, SGU, 67 pp. (In Russian)].
- Котти Б.К. 2014. Видовое разнообразие блох (Siphonaptera) Кавказа. Ставрополь, СКФУ, 132 с. Kotti B.K. 2014. Species diversity of fleas (Siphonaptera) in the Caucasus. Stavropol, NCFU, 132 pp. (In Russian)].
- Котти Б.К. 2015. Блохи (Siphonaptera) млекопитающих и птиц на Большом Кавказе Паразитология 49 (4): 289–303. [Kotti B.K. 2015. Fleas (Siphonaptera) of mammals and birds in the Great Caucasus. Parazitologiya 49 (4): 289–303. (In Russian)].
- Котти Б.К. 2016. Блохи (Siphonaptera) млекопитающих и птиц в Предкавказье. Паразитология 50 (6): 460–470. [Kotti B.K. 2016. Fleas (Siphonaptera) of mammals and birds in the Ciscaucasia. Parazitologiya 50 (6): 460–470. (In Russian)].
- Котти Б.К. 2018. Распространение и специфичность паразито-хозяйственных связей блох (Siphonaptera) на Центральном Кавказе. Паразитология 52 (6): 463–475. [Kotti B.K. 2018. Distribution and host-parasite relations of fleas (Siphonaptera) in the Central Caucasus. Parazitologiya 52 (6): 463–475. (In Russian)]. <https://doi.org/10.1134/S0031184718060042>
- Котти Б.К., Артюшина Ю.С. 2020. Блохи (Siphonaptera) млекопитающих и птиц на Восточном Кавказе. Паразитология 54 (5): 430–440. [Kotti B.K., Artyushina J.S. 2020. Fleas (Siphonaptera) of mammals and birds in the Eastern Caucasus. Parazitologiya 54 (5): 430–440. (In Russian)]. <https://doi.org/10.31857/S123456780605006>
- Котти Б.К., Забашта А.В. 2018. К изучению фауны блох птиц и млекопитающих Ростовской области Труды Ставропольского отделения Русского энтомологического общества: матер. XI международной научно-практической интернет-конференции «Актуальные вопросы энтомологии» (22 октября 2018 г.). 14. Ставрополь, Параграф, 95–98. [Kotti B.K., Zabashta A.V. 2018. Materials for studying of the birds and mammals flea fauna in Rostov region. Works of the Stavropol department of Russian entomological society: Materials of XI International practical-science internet-conference «The present-day problems of entomology» (22.10.2018). Iss. 14. Stavropol, Paragraph, 95–98. (In Russian)].
- Котти Б.К., Стахеев В.В., Жильцова М.В. 2019. Блохи (Siphonaptera) мелких млекопитающих лесного пояса Западного Кавказа. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 2: 30–36. [Kotti B.K., Stakheev V.V., Zhiltsova M.V. 2019. Fleas (Siphonaptera) of small mammals in the forest altitudinal belt of Western Caucasus. Medical parasitology and parasitic diseases 2: 30–36. (In Russian)]. <https://doi.org/10.33092/0025-8326>
- Котти Б.К., Жильцова М.В. 2019. Значение блох (Siphonaptera) в природных очагах чумы. Паразитология 53 (6): 504–514. [Kotti B.K., Zhiltsova M.V. A value of fleas (Siphonaptera) in the natural foci of plague. Parazitologiya 53 (6): 504–514. (In Russian)]. <https://doi.org/10.1134/S0031184719060061>
- Котти Б.К., Стахеев В.В., Забашта А.В. 2020. Блохи (Siphonaptera) мелких млекопитающих степного Подонья. Наука. Инновации. Технологии 4: 7–14. [Kotti B. K., Stakheev V.V., Zabashta A.. 2020. Fleas (Siphonaptera) of small mammals in steppe of Don region. Science. Innovations. Technologies 4: 7–14. (In Russian)].
- Котти Б.К., Климова Л.И., Ермолова Н.В., Артюшина Ю.С., Бамматов Д.М. 2021. Паразитология 55 (5): 398–407. [Kotti B.K., Klimova L.I., Ermolova N.V., Artyushina J.S., Bammatov D.M. 2021. Fleas (Siphonaptera) of rodents in the East Caucasus highland natural plague focus. Parazitologiya 55 (5): 398–407. (In Russian)]. <https://doi.org/10.31857/S0031184721050045>

- Кутырев В.В., Попова А.Ю. 2016. Кадастр эпидемических и эпизоотических проявлений чумы на территории Российской Федерации и стран Ближнего Зарубежья. Саратов, Амирит, 248 с. [Kutyrev V.V., Popova A.Yu. 2016. Inventory of epidemic and epizootic manifestations of plague on the territory of the Russian Federation and neighboring countries. Saratov, Amirit, 248 pp. (In Russian)].
- Лисовский А.А., Шефтель Б.И., Савельев А.П., Ермаков О.А., Козлов Ю.А., Смирнов Д.Г., Стахеев В.В., Глазов Д.М. 2019. Млекопитающие России. Список видов и прикладные аспекты. Москва, Товарищество научных изданий КМК, 193 с. [Lisovsky A.A., Sheftel B.I., Saveljev A.P., Ermakov O.A., Kozlov Yu.A., Smirnov D.G., Stacheev V.V., Glazov D.M. 2019. Mammals of Russia. Species list and applied issues. Moscow, KMK Scientific Press, 193 pp. (In Russian)].
- Медведев С.Г., Вержущий Д.Б. 2019. Разнообразие блох – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов – блоха *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898) (Siphonaptera, Ceratophyllidae). Паразитология 53 (4): 267–282. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B. 2019. Diversity of fleas, vectors of plague pathogens: the flea *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898) (Siphonaptera, Ceratophyllidae). Entomological Review 100 (1): 45–57.] DOI: 10.1134/S003118471904001X
- Медведев С.Г., Вержущий Д.Б., Котти Б.К. 2020. Разнообразие переносчиков возбудителя чумы: полигостальные паразиты – блохи рода *Rhadinopsylla* Jordan et Rothschild, 1911 (Siphonaptera: Hystrichopsyllidae). Паразитология 54 (3): 205–231. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B., Kotti B.K. 2020. Diversity of vectors of plague pathogens: polyhostal parasites, fleas of the genus *Rhadinopsylla* Jordan et Rothschild, 1911 (Siphonaptera, Hystrichopsyllidae). Entomological Review 100 (9): 1218–1235.] DOI: 10.31857/S1234567806030037
- Медведев С.Г., Вержущий Д.Б., Котти Б.К. 2021. Разнообразие переносчиков чумы: блохи рода *Frontopsylla* Wagner et Ioff, 1926 (Siphonaptera, Leptopsyllidae). Паразитология 55 (6): 476–495. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B., Kotti B.K. 2021. Diversity of plague vectors: fleas of the genus *Frontopsylla* Wagner et Ioff, 1926 (Siphonaptera, Leptopsyllidae). Entomological Review 101 (9): 1–14.] DOI: 10.31857/S003118472106003X
- Медведев С.Г., Котти Б.К., Вержущий Д.Б. 2019. Разнообразие блох (Siphonaptera) – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов – блоха *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898). Паразитология 53 (3): 179–197. [Medvedev S.G., Kotti B.K., Verzhutsky D.B. 2019. Diversity of fleas (Siphonaptera), Vectors of plague pathogens: the flea *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898), a parasite of ground squirrels of the genus *Spermophilus*. Entomological Review 99 (5): 565–579.] DOI: 10.1134/S0031184719030013
- Миронов Н.П., Карпузиди К.С., Климченко И.З. и др. 1965. Источники и переносчики чумы и туляремии. М., Медицина, 195 с. [Mironov N.P., Karpuzidi K.S., Klimchenko I.Z. et al. 1965. Sources and vectors of plague and tularemia. M., Medicine, 195 pp. (In Russian)].
- Онищенко Г.Г., Кутырев В.В. 2004. Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири. М., Медицина, 192 с. [Onischenko G.G., Kutyrev V.V. 2004. Natural plague foci of the Caucasus, the Caspian Sea, Central Asia and Siberia M., Meditsina, 192 pp. (In Russian)].
- Сижазева А.М. 2012. Молекулярно-генетическое и экологическое разнообразие рода *Chionomys* на Кавказе. Автореф. дис. канд. биол. наук. Владикавказ, 23 с. [Sizhazheva A.M. 2012. Molecular-genetic and ecologic diversity of the genus *Chionomys* in the Caucasus. Autoref. dis. cand. biol. science. Saratov, 23 pp. (In Russian)].
- Соколов В.Е., Темботов А.К. 1989. Млекопитающие Кавказа. Насекомоядные. Москва, Наука, 547 с. [Sokolov V.E., Tembotov A.K. 1989. Mammals of the Caucasus. Insectivores. Moscow, Nauka, 547 pp. (In Russian)].
- Стахеев В.В. 2008. Трансформация фауны грызунов степей Западного Предкавказья. Вестник Южного научного центра РАН 4 (2): 87–92. [Stakheev V.V. 2008. Fauna transformation of rodents of Western Caucasia steppes. Vestnik Yuzhnogo nauchnogo tsentra RAN 4 (2): 87–92. (In Russian)].
- Стахеев В.В. 2019. Мелкие млекопитающие Западного Предкавказья. В кн. Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия и экологически сбалансированного природопользования на Западном Кавказе. Нальчик, 86–87. [Stakheev V.V. 2019. Melkiye mlekopitayushchiye Zapadnogo Predkavkazya. Aktualniye problemy sokhraneniya bioraznoobraziya i ekologicheski sbalansirovannogo prirodopolzovaniya na Zapadnom Kavkaze. Nalchik, 85–87 (In Russian)].

- Тарасов М.П. 2002. Определитель грызунов и зайцеобразных Северного Кавказа. Ставрополь, издательство Ставропольского института им. В.Д. Чурсина, 81 с. [Tarasov M.P. 2002. *Opredelitel gryzunov i зайцеобразных Северного Кавказа*. Stavropol, Stavropol institute im. V.D. Chursina, 81 pp. (In Russian)].
- Темботов А.К., Казаков Б.А. 1982. Позвоночные широтных зон и высотных поясов Северного Кавказа. В кн.: Темботов А.К. (ред.). Ресурсы живой фауны. Ростов, Издательство Ростовского университета 2 : 37–102. [Tembotov A.K., Kazakov B.A. 1982. *Pozvonochnye shirotnykh zon i vysotnykh pooyasov Severnogo Kavkaza*. In: Tembotov A.K. (ed.). *Resursy zhivoy fauny 2*. Rostov, Izdatelstvo Rostovskogo Universiteta, 37–102. (In Russian)].
- Тифлов В.Е., Скалон О.И., Ростигаев Б.А. 1977. Определитель блох Кавказа. Ставрополь, Ставропольское книжное издательство, 278 с. [Tiflov V.E., Scalon O.I., Rostigayev B.A. 1977. *Opredelitel blokh Kavkaza*. Stavropol, Stavropolskoye knizhnoye izdatelstvo, 278 pp. (In Russian)].

## FLEAS (SIPHONAPTERA) IN THE SOUTH OF RUSSIA

B. K. Kotti, V. V. Stakheev

**Keywords:** fleas, mammals, birds, host specificity, distribution, natural plague foci, South of Russia

### SUMMARY

Fleas, temporary ectoparasites of mammals and birds, are important objects of epidemiology and zoogeography. Being associated with the host body only during certain period of their life cycle, they are influenced by temperature and humidity conditions of the environment. In this regard, the distribution of many species does not coincide with that of their hosts and requires special research. Our goal was to characterize the fauna of fleas of mammals and birds in the Steppe Podonye (Don Basin valley), the Lower Volga region, the Northwestern Caspian Region, the Pre-Caucasus and on the northern slope of the Greater Caucasus. Fleas of most species parasitize there on a wide range of hosts, including representatives of different genera, subfamilies or families. Parasites of 57 species are distributed in the corresponding biotopes throughout the territory of Southern Russia. Several species live in plain and are not found in the Greater Caucasus; others, on the contrary, live only in mountains.

УДК 595.771

## СОВРЕМЕННАЯ ФАУНИСТИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ПОПУЛЯЦИИ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ АЗЕРБАЙДЖАНА

© 2022 г. Е. А. Султанова\*

Центр по контролю за особо опасными инфекциями,  
ул. М. Шарифли, 159, Баку, AZ 1002 Азербайджан  
\*e-mail: abbasova.y@gmail.com

Поступила в редакцию 08.05.2022 г.

После доработки 12.06.2022 г.

Принята к публикации 15.06.2022 г.

Представлены результаты фаунистической оценки популяции кровососущих комаров в районах Азербайджана, расположенных в юго-восточной части страны. Отлов комаров проводили в пяти населенных пунктах Ленкоранского района (Ленкорань, Ширинсу, Урга, Гойшабан, Кянармеше), в пяти населенных пунктах Масаллинского района (Масаллы, Махмудавар, Эминли, Арциван, Миянку) и в пяти различных точках Кызыл-Агачского заповедника. В течение периода исследований произвели 155 отловов комаров, общее число изученных комаров 5422. Выявлено 26 видов, среди которых наибольший удельный вес занимает *Culex pipiens*. Обнаружены 3 вида (*Aedes cataphylla*, *Aedes dorsalis*, *Orthopodomyia pulchripalpis*), ранее не встречавшихся в фауне изучаемого региона, а также 3 вида (*Aedes aegypti*, *Aedes albopictus*, *Culex apicalis*), новых для фауны Южного и Северного Кавказа. Выявленная широкая распространенность комаров обуславливает необходимость более углубленного изучения ее причин, что требуется для выработки мер по ограничению угрозы их возможного участия в передаче арбовирусов.

**Ключевые слова:** кровососущие комары, фауна, виды, Азербайджан

**DOI:** 10.31857/S0031184722040032, **EDN:** FGHKLM

Кровососущие комары являются неотъемлемым компонентом природных систем и имеют огромное практическое значение как звено в трансмиссии возбудителей различных вирусных, бактериальных, протозойных и гельминтозных заболеваний человека. Они являются существенной частью «гноса» наравне с иными кровососущими двукрылыми, причиняют огромный вред человеку и животным как временные паразиты. Вред комаров не ограничивается лишь их кровососущей ролью (Гаджиева, 2018). Многие из них могут являться фактическими или возможными переносчиками возбудителей ряда заболеваний человека (туляремия, малярия, арбовирусные инфекции) (Абдуллаев, 1998; Алексеев, 1976; Багиров, 1984; Намазов, 2007).

Фауна комаров в Азербайджанской Республике весьма представительна, а распространены комары повсеместно. Наиболее представительна фауна в Ленкоранской зоне – 25 из 28 обнаруженных видов ( $89.3 \pm 6.2\%$ ). Для этой зоны характерны уникальные природные условия (влажные субтропики), богатство фауны и флоры, высокая плотность населения, разнообразие форм ведения сельского хозяйства (преимущественно индивидуальное), наличие животноводческих ферм, мясо-молочное производство, отведение больших площадей для выращивания овощей, чая и субтропических культур. В состав зоны входят Астаринский, Ленкоранский, Лерикский, Масаллинский и Ярдымлинский районы. Здесь выращиваются популярные сорта риса, а, как известно, рисовые чеки, заливаемые водой, являются искусственными биотопами, где складываются благоприятные условия для размножения комаров.

Во многих подворьях содержится домашний скот и птица, имеются пруды для разведения рыбы, различные водосборники. Ленкоранская зона на востоке омывается Каспийским морем, на побережье которого находится уникальный Кызыл-Агачский заповедник, где обитают многочисленные дикие птицы (аборигенные виды) и устраивают гнездовья перелетные птицы. Берега заливов заняты густыми камышовыми зарослями, в которых обитают лисы, шакалы, кошки, еноты и другие млекопитающие, поедающие птиц и их яйца. Рельеф низменный, сюда стекаются ручьи и реки, что снижает соленость воды и поэтому создаются благоприятные условия для размножения личинок комаров. В связи с этим борьба с личинками комаров в водоемах имеет первостепенное значение (Намазов, 2007; Thielman, Hunter, 2007). Хозяйственная природообразующая деятельность человека, освоение новых территорий, разветвленная транспортная сеть, миграция людей, создание искусственных водоемов, ирригационное обеспечение сельскохозяйственных угодий и многое другое повсеместно способствовали расселению комаров, что многократно повысило их социально-экономическую значимость. Поэтому, согласно мнению ведущих специалистов, в меняющихся современных условиях необходимо оценивать актуальные данные о фауне комаров, их биотопах и создающихся рисках заражения домашних животных и человека различными трансмиссивными заболеваниями.

Происходящие изменения фауны кровососущих комаров, появление в ней новых видов во многом связаны с интенсификацией хозяйственной деятельности местного населения, освоением новых территорий, расчищением земель под новые посевы и т. д. Немаловажное значение имеет возможность перемещения комаров транспортом, что многократно было подтверждено в других странах (Thielman, Hunter, 2007).

Ранее фауна комаров в выбранном нами регионе изучалась многими авторами, последние фаунистические исследования в Ленкоранской зоне были проведены более 40 лет назад. Все эти работы обобщены в монографии Намазова (2007) и в обзорной статье Алиева (Багиров, Алиев, 2012). В заповеднике фауна комаров, а тем более их зараженность арбовирусами вовсе не изучались. Все это указывает на чрезвычайную актуальность изучения фауны комаров в столь напряженной в энтомологическом отношении зоне, каковой является Ленкоранская зона (Багиров, Алиев, 2012) (табл.1).

Цель данного исследования – фаунистическая оценка популяции кровососущих комаров в районах Азербайджана, расположенных в юго-восточной части страны.

**Таблица 1.** Авторы, впервые обнаружившие кровососущих комаров (Diptera: Culisidae) на территории Азербайджанской Республики и в местах естественного обитания комаров (1771–1998)

**Table 1.** Authors who first discovered bloodsucking mosquitoes (Diptera: Culisidae) in the territory of the Republic of Azerbaijan and in the natural habitats of mosquitoes (1771–1998)

Номер рода, вида	Вид комаров	Год выявления и автор	Природные очаги			
			Большой Кавказ	Малый Кавказ	Кура-Аракс	Ленкоранская
<i>Anopheles</i>						
1	<i>An. maculipennis</i> Meis.	Линдтроп, 1923	+	+	-	+
2	<i>An. sacharovi</i> Favr.	Фавр, 1903	+	+	+	+
3	<i>An. subalpinus</i> Grass.	Линдтроп, 1926	-	-	-	+
4	<i>An. superpictus</i> Grass.	Линдтроп, 1926	+	+	+	+
5	<i>An. hyrcanus</i> Pall.	Паллас, 1771	+	+	+	+
6	<i>An. plumbeus</i> Stef.	Линдтроп, 1925	+	+	-	+
7	<i>An. claviger</i> L.	Вишневы, 1925	+	+	+	+
<i>Aedes</i>						
8	<i>Ae. caspius</i> Pall.	Ахундов, 1935	+	+	+	+
9	<i>Ae. vexans</i> Mg.	Ахундов, 1929	+	+	+	+
10	<i>Ae. geniculatus</i> Ol.	Трофимов, 1937	+	+	-	+
11	<i>Ae. pulchritarsis</i> Ron.	Гуцевич, Гуров, 1931	+	+	-	+
12	<i>Ae. cataphylla</i> Duc.	Багиров, 1963	+	-	-	-
13	<i>Ae. dorsalis</i> Mg.	Ахундов, 1929	-	-	-	-
14	<i>Ae. versicolor</i> Dob.	Данилов, 1976	-	-	-	+
<i>Culex</i>						
15	<i>Cx. modestus</i> F.	Гуцевич, Гуров, 1931	+	+	+	+
16	<i>Cx. mimeticus</i> N.	Трофимов, 1931	+	+	+	+
17	<i>Cx. pipiens</i> Hin.	Ахундов, 1936	+	+	+	+
18	<i>Cx. theileri</i> Th.	Ахундов, 1936	+	+	+	+
19	<i>Cx. tritaeniorhynchus</i> G.	Трофимов, 1934	+	-	+	+
20	<i>Cx. hortensis</i> F.	Ахундов, 1929	+	+	+	+
21	<i>Cx. territans</i> W.	Ахундов, 1930	+	+	+	+
<i>Culiseta</i>						
22	<i>Cs. annulata</i> S.	Будилин, 1926	+	+	+	+
23	<i>Cs. longiareolata</i> S.	Ахундов, 1929	+	+	+	+
24	<i>Cs. morsitans</i> T.	Вейсик, 1934	-	-	-	+
25	<i>Cs. fumipennis</i> S.	Ахундов, 1929	-	-	-	+
<i>Uranotaenia</i>						
26	<i>Ur. unguiculata</i> Ed.	Трофимов, 1935	+	+	+	+
<i>Mansonia</i>						
27	<i>Mn. richiardii</i> F.	Гуцевич, Гуров, 1931	+	+	+	+
<i>Orthopodomyia</i>						
28	<i>O. pulchripalpis</i> R.	Багиров, 1963	+	-	-	-

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Отлов комаров проводили согласно методическим указаниям «Сбор, учет и подготовка к лабораторному исследованию кровососущих членистоногих в природных очагах опасных инфекционных болезней» (Методические указания, 2012) в пяти населенных пунктах Ленкоранского района (Ленкорань, Ширинсу, Урга, Гойшабан, Кянармеше), в пяти населенных пунктах Масаллинского района (Масаллы, Махмудава, Эминли, Арциван, Миянку) и в пяти различных точках Кызыл–Агачского заповедника. Материалы сбора доставляли в лабораторию в специальных контейнерах. Работа проводилась в течение трех лет (2016–2018 гг.). В каждом отмеченном населенном пункте производили по пять отловов комаров в год (всего 15 отловов за 3 года). Отловы комаров начинали с апреля и завершали в первой половине ноября. В общей сложности в течение всей работы произвели 155 отловов комаров, общее число исследованных комаров 5422. Использовали современные средства отлова, учета и видовой дифференциации комаров во всех изучаемых районах. Самок комаров, ищущих прокормителя, отлавливали ловушками с добавлением сухого льда (CO<sub>2</sub>) (состав воздуха в ловушке был аналогичен составу воздуха, которым дышит хозяин) с помощью световой ловушки CDC и ловушек BG (BGS–Trap) с добавлением аттрактанта, который имитировал запах тела хозяина. Кровососущих комаров идентифицировали по морфологическим и таксономическим признакам, группировали по видам и хранили в морозильной камере при –80°C (Штакельберг, 1937; Гуцевич, 1970).

Определения видовой принадлежности личинок и имаго комаров проводили по определителям Гуцевича (1970), Мончадского (1951), Дубицкой (1970), Гончаренко с соавторами (2017).

Статистическая обработка проводилась с использованием пакета MSO Excell и вычислением достоверности выявленных различий (*t*, *P*).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные по видам комаров в обобщенном виде и в сравнении с результатами предыдущих фаунистических исследований представлены в табл. 2 как в абсолютных, так и в относительных (удельный вес, %) значениях.

Данные табл. 2 свидетельствуют о довольно ярких признаках фауны кровососущих комаров во влажной субтропической зоне:

– виды комаров *Anopheles plumbeus* Stephens, 1828, *Aedes versicolor* (Barraud, 1924), *Aedes pulchritarsis* Rondani, 1872, *Culiseta morsitans* (Theobald, 1901), *Culiseta fumipennis* Stephens, 1825 (всего 5 видов), обнаруженные в более ранних работах в данном регионе, в наших сборах отсутствовали

– впервые в этом регионе были отловлены комары *Aedes cataphylla* Dyar, 1916, *Aedes dorsalis* (Meigen, 1830) и *Orthopodomyia pulchripalpis* (Rondani, 1872), ранее обнаруженные в других областях республики;

– впервые нами в этой области и на всей территории Южного и Северного Кавказа обнаружены виды комаров *Culex apicalis* Adams, 1903 и *Aedes albopictus* (Skuse, 1895). Причем в других регионах мира доказана роль этих комаров как переносчиков лихорадки западного Нила.

Ранее бакинскими и московскими учеными была экспериментально доказана роль комаров *Aedes aegypti* (Linnaeus, 1762) из Ленкоранской зоны в передаче вируса Синдбис (Соколова и др., 1971; Гончаренко и др., 2017). При этом наличие этого вида комара другими исследователями не подтверждалось, и в наших сборах он обнаружен впервые.

**Таблица 2.** Собственные суммарные данные по фауне комаров в Ленкоранской зоне и сравнение с данными ранее проведенных фаунистических исследований ( $n = 5422$  экз.)

**Table 2.** Own summarized data on the fauna of mosquitoes in the Lankaran zone and comparison with the data of previous faunal studies

Номер рода, вида	Виды комаров, выявленные по предыдущим исследованиям	Собственные данные ( $n = 5422$ )	
		Число выявленных комаров	Удельный вес комаров
<b>I</b>	<b><i>Anopheles</i></b>		
1	<i>An. maculipennis</i> Meis.	302	$5.6 \pm 0.3$
2	<i>An. sacharovi</i> Favr.	806	$15.2 \pm 0.5$
3	<i>An. subalpinus</i> Grass.	16	$0.3 \pm 0.07$
4	<i>An. superpictus</i> Grass.	29	$0.5 \pm 0.1$
5	<i>An. hyrcanus</i> Pall.	81	$1.5 \pm 0.2$
6	<i>An. plumbeus</i> Stef.	-	-
7	<i>An. claviger</i> L.	187	$3.5 \pm 0.2$
<b>II</b>	<b><i>Aedes</i></b>		
8	<i>Ae. caspius</i> Pall.	497	$9.2 \pm 0.4$
9	<i>Ae. vexans</i> Mg.	852	$15.7 \pm 0.5$
10	<i>Ae. geniculatus</i> Ol.	11	$0.2 \pm 0.06$
11	<i>Ae. pulchritarsis</i> Ron.	-	-
12	<i>Ae. cataphylla</i> Duc.	35	$0.6 \pm 0.1$
13	<i>Ae. dorsalis</i> Mg.	46	$0.8 \pm 0.1$
14	<i>Ae. versicolor</i> Dob.	-	-
15	<i>Ae. albopictus</i> S.	16	$0.3 \pm 0.07$
16	<i>Ae. aegypti</i> L.	20	$0.4 \pm 0.09$
<b>III</b>	<b><i>Culex</i></b>		
17	<i>Cx. modestus</i> F.	35	$0.6 \pm 0.1$
18	<i>Cx. mimeticus</i> N.	480	$8.9 \pm 0.4$
19	<i>Cx. pipiens</i> Hin.	1618	$29.8 \pm 0.6$
20	<i>Cx. theileri</i> Th.	150	$2.8 \pm 0.2$
21	<i>Cx. tritaeniorhynchus</i> G.	25	$0.5 \pm 6.1$
22	<i>Cx. hortensis</i> F.	57	$1.1 \pm 0.1$
23	<i>Cx. territans</i> W.	46	$0.9 \pm 0.1$
24	<i>Cx. apicalis</i> Adams	10	$0.2 \pm 0.06$
<b>IV</b>	<b><i>Culiseta</i></b>		
25	<i>Cs. annulata</i> S.	11	$0.2 \pm 0.06$
26	<i>Cs. longiareolata</i> S.	23	$0.4 \pm 0.09$
27	<i>Cs. morsitans</i> T.	-	-
28	<i>Cs. fumipennis</i> S.	-	-
<b>V</b>	<b><i>Uranotaenia</i></b>		
29	<i>Ur. unguiculata</i> Ed.	44	$0.4 \pm 0.09$
<b>VI</b>	<b><i>Mansonia</i></b>		
30	<i>Mn. richiardii</i> F.	26	$0.5 \pm 0.1$
<b>VII</b>	<b><i>Orthopodomyia</i></b>		
31	<i>O. pulchripalpis</i> R.	19	$0.5 \pm 0.1$

$n$  – число изученных экземпляров.

В целом, при обследовании 5422 экз. комаров, отловленных нами во влажной субтропической зоне, выявлено 26 видов. Наибольший удельный вес среди них занимает *Culex pipiens* (Linnaeus, 1758) –  $29.8 \pm 0.6\%$ . Высок удельный вес также видов *Aedes vexans* Meigen, 1830 –  $15.7 \pm 0.5\%$  ( $t = 18.08$ ,  $P < 0.001$ ) и *Anopheles sacharovi* Favre, 1903 –  $15.1 \pm 0.5\%$  ( $t = 0.85$ ,  $P > 0.05$ ).

Меньше удельный вес ( $t = 9.13$ ,  $P < 0.001$ ) видов *Aedes caspius* Pallas, 1771 и *Culex mimeticus* Noé, 1899 – соответственно  $9.2 \pm 0.4$  и  $8.9 \pm 0.4\%$  ( $t = 0.53$ ,  $P > 0.05$ ). Еще меньше удельный вес ( $t = 6.60$ ,  $P < 0.001$ ) комаров видов *Anopheles maculipennis* Meigen, 1818, *Anopheles hyrcanus* Pallas, 1771, *Anopheles claviger* (Meigen 1804), *Culex theileri* Theobald, 1903 и *Culex hortensis* Ficalbi, 1889 – от  $1.1 \pm 0.1$  до  $5.6 \pm 0.3\%$  ( $t = 4.50$ ,  $P < 0.001$ ). Удельный вес остальных 16 видов комаров довольно низкая ( $t = 1.43$ ,  $P > 0.05$ ) и варьирует в пределах от  $0.2 \pm 0.06$  до  $0.9 \pm 0.1\%$  ( $t = 5.83$ ,  $P < 0.001$ ).

Результаты наших исследований позволили определить распространенность комаров в трех зонах изучаемого региона (Ленкоранская и Масаллинская зоны, а также Кызыл-Агачский заповедник) (табл. 3).

Согласно данным табл. 3, комары распространены повсеместно, они выявлены во всех исследованных населенных пунктах Ленкоранского и Масаллинского районов и на разных участках заповедника. Индекс общности составил 0.8–0.82. На наш взгляд, отсутствие некоторых видов комаров в ловушках в отдельных исследованных объектах обусловлено не природно-экологическими причинами, а скорее всего их с неравномерной распространенностью. Тем не менее данные табл. 3 показывают, что, например, комары рода *Anopheles* по численности в Масаллинском районе преобладают над комарами из других родов. И наоборот, комары рода *Culex*, по сравнению с комарами других родов, преобладают в Ленкоранском районе. Комары родов *Aedes*, *Culiseta*, *Uranotaenia*, *Mansonia* и *Orthopodomyia* по численности не преобладают над другими. В целом, 2312 экз. комаров были отловлены в Ленкоранском районе ( $42.6 \pm 8.7\%$ ), 2214 экз. в Масаллинском районе ( $40.8 \pm 0.7\%$ ,  $t = 1.82$ ,  $P > 0.05$ ) и 896 экз. в заповеднике ( $16.5 \pm 0.5\%$ ,  $t = 28.25$ ,  $P < 0.001$ ). Индекс сходства составил 0.69–0.82.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, проведенные исследования позволили сделать ряд выводов:

1. Кровососущие комары широко представлены во всех биоценозах влажной субтропической зоны.

2. Фауна комаров в текущих условиях претерпела значительные изменения в изучаемой зоне по сравнению с фауной комаров прошлого века. Так, 5 видов комаров (*Anopheles plumbeus*, *Aedes pulchritarsis*, *A. versicolor*, *Culiseta morsitans*, *C. fumipennis*), которые ранее присутствовали в фауне, в настоящее время не обнаружены.

3. Выявлены 3 вида комаров (*Aedes cataphylla*, *A. dorsalis*, *Orthopodomyia pulchripalpis*), которые ранее в фауне изучаемого региона не встречались.

4. Впервые выявлены еще 3 вида комаров, новых для фауны Южного и Северного Кавказа (*Aedes aegypti*, *A. albopictus*, *Culex apicalis*).

**Таблица 3.** Выявляемость видов комаров в населенных пунктах разных зон влажной субтропической области Азербайджана

**Table 3.** Detectability of mosquito species in settlements of different zones of the humid subtropical region of Azerbaijan

Номер рода, вида	Виды комаров	Число видов комаров	В т. ч. по зонам области					
			Ленкоранская		Массалинская		Заповедник	
			абс.	%	абс.	%	абс.	%
1	<i>An. maculipennis</i> Meis.	302	83	27.5 ± 2.6	201	66.6 ± 2.7	18	6.0 ± 1.4
2	<i>An. sacharovi</i> Favr.	806	283	35.1 ± 1.7	357	44.3 ± 1.8	166	20.6 ± 1.4
3	<i>An. subalpinus</i> Grass.	16	-	-	16	100.0 ± 0.0	-	-
4	<i>An. superpictus</i> Grass.	29	8	27.6 ± 8.4	21	72.4 ± 8.4	-	-
5	<i>An. hyrcanus</i> Pall.	81	28	34.6 ± 5.3	47	58.0 ± 5.5	6	7.4 ± 2.9
6	<i>An. plumbeus</i> Stef.	-	-	-	-	-	-	-
7	<i>An. claviger</i> L.	187	61	32.6 ± 3.6	108	57.8 ± 3.6	18	9.6 ± 2.2
8	<i>Ae. caspius</i> Pall.	497	194	39.0 ± 2.2	233	46.9 ± 2.2	70	14.1 ± 1.6
9	<i>Ae. vexans</i> Mg.	852	377	44.2 ± 1,7	307	36.0 ± 1.8	168	19.7 ± 1.3
10	<i>Ae. geniculatus</i> Ol.	11	11	100.0 ± 0.0	-	-	-	-
11	<i>Ae. pulchritarsis</i> Ron.	-	-	-	-	-	-	-
12	<i>Ae. cataphylla</i> Duc.	35	14	40.0 ± 8.4	15	42.9 ± 8.5	6	17.1 ± 6.5
13	<i>Ae. dorsalis</i> Mg.	46	20	43.4 ± 7.4	21	45.7 ± 7.4	5	10.9 ± 4.6
14	<i>Ae. versicolor</i> Dob.	-	-	-	-	-	-	-
15	<i>Ae. aegypti</i> L.	20	9	45.0 ± 11.4	7	35.0 ± 10.9	4	20.0 ± 9.2
16	<i>Ae. albopictus</i> S.	16	7	43.8 ± 12.8	5	31.3 ± 12.0	4	25.0 ± 11.2
17	<i>Cx. modestus</i> F.	35	17	48.6 ± 8.6	12	34.3 ± 8.1	6	17.1 ± 6.5
18	<i>Cx. mimeticus</i> N.	480	206	42.9 ± 2.3	145	30.2 ± 2.1	129	26.9 ± 2.0
19	<i>Cx. pipiens</i> Hin.	1618	834	51.5 ± 1.2	566	35.0 ± 1.2	218	13.5 ± 0.9
20	<i>Cx. theileri</i> Th.	150	59	39.3 ± 4.0	63	42.0 ± 4.0	28	18.7 ± 3.2
21	<i>Cx. tritaeniorhynchus</i> G.	25	9	36.0 ± 10.5	12	48.0 ± 10.2	4	16.0 ± 7.5
22	<i>Cx. hortensis</i> F.	57	28	49.1 ± 6.7	18	31.6 ± 6.2	11	19.3 ± 5.3
23	<i>Cx. territans</i> W.	46	23	50.0 ± 7.5	15	32.6 ± 7.0	8	17.4 ± 5.7
24	<i>Cx. apicalis</i> A.	10	6	60.0 ± 16.3	4	40.0 ± 16.3	-	-
25	<i>Cs. annulata</i> S.	11	-	-	4	36.4 ± 15.2	7	63.6 ± 15.2
26	<i>Cs. longiareolata</i> S.	23	8	34.8 ± 10.2	10	43.5 ± 10.6	5	21.7 ± 8.8
27	<i>Cs. morsitans</i> T.	-	-	-	-	-	-	-
28	<i>Cs. fumipennis</i> S.	-	-	-	-	-	-	-
29	<i>Ur. unguiculata</i> Ed.	24	11	45.8 ± 0.4	8	33.3 ± 9.8	5	20.8 ± 8.5
30	<i>Mn. richiardii</i> F.	26	8	30.8 ± 9.2	12	46.2 ± 9.8	6	23.1 ± 8.4
31	<i>O. pulchripalpis</i> R.	19	8	42.1 ± 11.6	7	36.8 ± 11.4	4	21.1 ± 9.6
Итого выявлено		5422	2312	42.6 ± 0.7	2214	40.8 ± 0.7	896	16.5 ± 0.5

5. Таким образом, согласно нашим и литературным данным, комары ряда видов являются активными переносчиками арбовирусов в разных регионах мира, в том числе и в Азербайджанской Республике. Широкая распространенность комаров, выявленная нашими исследованиями, и происходящие в их фауне изменения, появление новых видов и растущая угроза участия их в заражении арбовирусами сельскохозяйственных животных и людей обуславливают необходимость более углубленного изучения этих процессов с целью выработки мер по предотвращению их участия в передаче арбовирусов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдуллаев Х.И. 1998. Современные проблемы малярии и научные основы достижения стойкого эпидемиологического благополучия в районах высокой маляриогенности субтропического пояса (на примере Азербайджана). Автореф. ... докт. биол. наук. Баку, 320 с. [Abdullayev Kh.I. 1998. Sovremennye problemy malyarii i nauchnye osnovy dostizheniya stoykogo epidemiologicheskogo blagopoluchiya v rayonakh vysokomalyariogennosti subtripicheskogo poyasa (na primere Azerbaidzhana. Dok. Diss., 1998, 320 pp. (In Russian)].
- Алексеев А.Н. 1976. Изменения фауны и численности кровососущих членистоногих в разных регионах СССР, в связи с хозяйственным освоением территории. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 1: 3–9. [Alekseyev A.N. 1976. Changes in the fauna and abundance of blood-sucking arthropods in different regions of the USSR, in relation to the economic development of the territory. Meditsinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni 1: 3–9. (In Russian)].
- Багиров Г.А. 1984. Кровососущие комары рекреационных зон побережья Каспийского моря Азербайджана и мероприятия по борьбе с ними. Баку, 163–168. [Bagirov G.A. 1984. Bloodsucking mosquitoes of the recreational zones of the coast of the Caspian Sea of Azerbaijan and measures of their control. Baku, 163–168. (In Russian)].
- Багиров А.Н., Алиев М.И. 2012. Фауна кровососущих комаров в Азербайджане (1771–1998). Современные достижения азербайджанской медицины, Баку, 94–96. [Bagirov A.N., Aliyev M.I. 2012. Fauna of blood-sucking mosquitoes in Azerbaijan (1771–1998). Modern achievements of Azerbaijan medicine, Baku, 94–96. (In Russian)].
- Гаджиева С.С. 2018. Фаунистические особенности и видовой состав кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Дагестана. Юг России: экология, развитие 13 (2): 22–31. [Hajiyeva S.S. 2018. Faunistic features and species composition of bloodsucking mosquitoes (Diptera, Culicidae) of Dagestan. Yug Rossii: ecologiya, razvitiye 13 (2): 22–31. (In Russian)]. DOI: 10.18470/1992-1098-2018-2-22-31
- Гончаренко Г.Г., Сурков А.А., Горностаев Н.Г., Митрофанов В.Г. 2017. Определительная таблица подотрядов и семейств двукрылых насекомых (Diptera) Беларуси и сопредельных государств. Известия Гомельского государственного университета им. Ф. Скорины 6 (105): 5–14. [Goncharenko G.G., Surkov A.A., Gornostaev N.G., Mitrofanov V.G. 2017. A key to suborders and families of dipteran insects (Diptera) of Belarus and adjacent states. Proceedings of the Francisk Skorina Gomel State University 6 (105): 5–14. (In Russian)].
- Гуцевич А.В. 1970. Комары семейства Culicidae. Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Л., Наука, Т. 3, вып. 4, 384 с. [Gutsevich A.V. 1970. Mosquitoes of the family Culicidae. Fauna of the USSR. Dipteran insects. L., Nauka, Vol. 3, Issue. 4, 384 pp. (In Russian)].
- Дубицкий А.М. 1970. Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) Казахстана. Алма-Ата, Наука, 215 с. [Dubitsky A.M. 1970. Bloodsucking mosquitoes (Diptera, Culicidae) of Kazakhstan. Alma-Ata, Nauka, 215 pp. (In Russian)].
- Методические указания. Сбор, учет и подготовка к лабораторному исследованию кровососущих членистоногих в природных очагах опасных инфекционных болезней. 2012. Москва, 57 с. [Methodological

instructions. Collecting, accounting and preparation of blood-sucking arthropods for laboratory studies in natural foci of dangerous infectious diseases. 2012. Moscow, 57 pp. (In Russian)].

- Мончадский А.С. 1951. Личинки кровососущих комаров. М.–Л., Издательство АН СССР, 290 с. [Monchadsky A.S. 1951. Larvae of bloodsucking mosquitoes. M.–L., Izdatelstvo AN SSSR, 290 pp. (In Russian)].
- Намазов Н.Д. 2007. Медицинская энтомология. Баку, 145–148. [Namazov N.D. 2007. Meditsinskaya entomologiya. Baku, 145–148. (In Russian)].
- Соколова Э.И., Мирзоева Н.М., Кулиева Н.М., Громашевский В.Л., Червонский В.И. 1971. Экспериментальная передача вируса Синдбис комарами *Aedes aegypti* L. Паразитология 5 (1): 405–407. [Sokolova E.I., Mirzoyeva N.M., Kuliyeva N.M., Gromashevsky V.L., Chervonsky V.I. 1971. Experimental transmission of the *Sindbis* virus by mosquitoes *Aedes aegypti* L. Parazitologiya 5 (1): 405–407. (In Russian)].
- Штакельберг А.А. 1937. Семейство Culicidae. Фауна СССР. Насекомые двукрылые. М.–Л., Изд. АН СССР, Т. 3 (4), 257 с. [Shtakelberg A.A. 1937. Family Culicidae. Fauna of the USSR. Dipteran Insects. M.–L., Izd. Akad. Nauk SSSR, Vol. 3 (4), 257 pp. (In Russian)].
- Thielman A.C., Hunter F.F. 2007. A photographic key to adult female mosquito species of Canada (Diptera, Culicidae). Canadian journal of arthropod identification 4: 1–116. DOI: 10.3752/cjai.2007.04

## CONTEMPORARY FAUNISTIC ESTIMATION OF BLOODSUCKING MOSQUITO POPULATION IN SOUTHEASTERN AZERBAIJAN

Y. A. Sultanova

**Keywords:** blood-sucking mosquitoes, fauna, species, Azerbaijan

### SUMMARY

The article presents the results of a faunistic assessment of the population of blood-sucking mosquitoes in the regions of Azerbaijan located in the south-eastern part of the country. Mosquitoes were caught in five settlements of the Lankaran District (Lankaran, Shirinsu, Urga, Goysheban, and Kanarmesha), in five settlements of the Masally District (Masally, Mahmudavar, Eminli, Akivan, Miyanku) and in 5 different sites of the Gizil-Agaj Nature Reserve. 155 mosquito samples were collected during the entire work, with the total number of collected mosquitoes constituting 5422. 26 species were identified, among which *C. pipiens* was the most abundant. Three species (*Aedes cataphylla*, *Aedes dorsalis*, and *Orthopodomyia pulchripalpis*) were not previously recorded in the fauna of the studied region, and also 3 species (*Aedes aegypti*, *Aedes albopictus*, and *Culex apicalis*) were identified for the fauna of the South and North Caucasus for the first time. The revealed widespread distribution of mosquitoes necessitates a more advanced study of its causes, being necessary to control their possible participation in the transmission of arboviruses.

УДК 576.895.421

**ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС  
ВИДОВ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ (PARASITIFORMES, IXODIDAE)  
НА ОСТРОВЕ ПУТЯТИНА (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ)**

© 2022 г. Т. В. Зверева<sup>а</sup>, А. Я. Никитин<sup>б, \*</sup>, Н. С. Солодкая<sup>а</sup>,  
Ю. А. Вержуцкая<sup>б</sup>, Н. С. Гордейко<sup>а</sup>, С. В. Балахонов<sup>б</sup>

<sup>а</sup>Приморская противочумная станция Роспотребнадзора,  
ул. Дзержинского, 46, Уссурийск, 692512 Россия

<sup>б</sup>Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора,  
ул. Трилиссера, 78, Иркутск, 664047 Россия

\* e-mail: [nikitin\\_irk@mail.ru](mailto:nikitin_irk@mail.ru)

Поступила в редакцию 29.06.2022 г.

После доработки 08.07.2022 г.

Принята к публикации 08.07.2022 г.

На островах Японского моря (Приморский край) выявлены би- и полидоминантные типы населения пастбищных иксодид. Остров Путятина (площадь 27.9 км<sup>2</sup>) единственный из островов, исследованных в 1982–1983 гг., где наблюдался монодоминантный тип населения с выраженным преобладанием *Haemaphysalis concinna* Koch, 1844. Цель работы – описать современную структуру населения гемипопуляций имаго иксодовых клещей на о. Путятина. Сбор клещей с растительности на флаг проведен 17.05–21.05.2021 г. с различных ландшафтных участков острова. В результате зарегистрированы (в порядке убывания): *Dermacentor silvarum* Olenov, 1932, *H. concinna* Koch, 1844, *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930, *H. japonica douglasi* Nuttall et Warburton, 1915, *I. pavlovskyi pavlovskyi* Pomerantzev, 1946. Всего собрано 354 особи и установлен низкий индекс обилия клещей. На острове перестал встречаться *H. longicornis* Neumann, 1901, резко возросла в сборах доля *D. silvarum*, в меньшей степени *I. persulcatus*, впервые зарегистрирован *I. pavlovskyi*. Обсуждаются возможные причины изменения структуры сообщества иксодид. Показано, что на о. Путятина отсутствует монодоминирование, произошло формирование гемафизалисно–дермаценторного типа населения (*D. silvarum* 45.8% и *H. concinna* 33.3%).

**Ключевые слова:** иксодовые клещи, острова Приморья, видовое разнообразие

**DOI:** 10.31857/S0031184722040044, **EDN:** FGPNFK

Приморский край характеризуется значительным разнообразием видов иксодовых клещей, которое по последним данным насчитывает 22 представителя семейства (Леонова, 2020). Вместе с тем на материке в пихтово-еловых, смешанных и широколиственных лесах преимущественно доминирует *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 (таежный клещ), в отдельных небольших антропогенно нарушенных локациях – *Dermacentor silvarum* Olenov, 1932, на участках с повышенной влажностью – *Haemaphysalis concinna* Koch, 1844, а в хвойно-широколиственных лесах южной прибрежной части содоминантом таежного клеща изредка является *Haemaphysalis japonica douglasi* Nuttall et Warburton, 1915 (Худяков, 1968; Беликова, 1969; Болотин, 1980; Колонин, 1986; Леонова, 1997). Лишь на островах Залива Петра Великого в Японском море (Приморский край) в полной мере проявляется видовое богатство семейства (Колонин, 1986; Леонова, 1997; Никитин и др., 2018; Гордейко, 2019). В частности, ни на одном из обследованных островов Приморья не зафиксировано абсолютное доминирование таежного клеща, на большинстве из них наблюдаются, по терминологии Алифанова и др. (1973), би- и полидоминантные типы населения пастбищных видов иксодовых клещей. На сегодняшний день единственным островом Приморья, где обнаружен монодоминантный тип населения (с преобладанием *H. concinna*), является о. Путятина (Колонин, 1986). Однако описание фауны гемипопуляций половозрелых клещей на его территории сделано в 1983 г., 40 лет назад, и структура видов вполне могла измениться. Кроме того, есть данные, что в конце 50-х начале 60-х годов на о. Путятина содоминантами являлись *H. japonica* и *Haemaphysalis longicornis* Neumann, 1901 (прежнее название *H. neumanni*) (Худяков, 1968), что косвенно подтверждает отсутствие на островах монодоминантных типов населения и возможность достаточно быстрых преобразований структуры сообществ иксодид (Гордейко, 2019).

Цель работы – описать современную эколого-фаунистическую структуру населения гемипопуляций имаго иксодовых клещей на о. Путятина.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор взрослых клещей на о. Путятина проведен на флаг с растительности 17.05–21.05.2021 г. Всего отработано 26.5 флаго-часов и собрано 354 особи иксодовых клещей пяти видов.

Расположение о. Путятина в Японском море (рис. 1а) и маршруты (точки) сбора иксодовых клещей отражены на картосхеме (рис. 1б). Географические координаты, примерно соответствующие центрам маршрутов, приведены в табл. 1. Ниже дано краткое описание климатических и ландшафтных особенностей о. Путятина, в том числе на маршрутах, обследованных при сборе иксодовых клещей.

Остров Путятина, входящий в состав северо-восточной группы архипелага залива Петра Великого Японского моря, является вторым по величине (площадь 27.9 км<sup>2</sup>) и входит в число четырех с постоянно проживающим населением.

Климат о. Путятина типичен для юга Приморья и относится к муссонной области умеренных широт (Алисов, 1956). Средняя температура января –12.0°C, августа +21.0°C, среднегодовая – +4.9°C. Рельеф острова холмистый, берега возвышенные и во многих местах прорезаны долинами и оврагами. Самая высокая точка – сопка Старцева (353 м над ур. м.) расположена в северной части острова. На о. Путятина имеется несколько пресных озер, самое большое из них – Гусиное.

Территория о. Путятина относится к зоне хвойно-широколиственных лесов Маньчжурской провинции Дальневосточной области (Колесников, 1961). В его современной ландшафтной структуре доминирующее положение (более 70%) занимают пологие и средней крутизны склоны, покрытые вторичными широколиственными лесами: дуба монгольского (*Quercus mongolica*), липы амурской (*Tilia amurensis*), клена мелколистного (*Acer mono*) и ложнозибольдова (*A. pseudosieboldianum*), берез даурской (*Betula davurica*) и плосколистной (*B. platyphylla*), ольхи волосистой (*Alnus hirsuta*) (Лящевская и др., 2014; Лящевская, 2016). Через описанную зону проходили маршруты № 7, 9, частично 2 и 6 (рис. 1б, табл. 1).

На склонах сопки Старцева сохранились высокосомкнутые дубовые леса. Их нижние пологие части заняты кустарниково-разнотравными сообществами из леспедечника (*Lespedeza bicolor*), лещины маньчжурской (*Corylus mandshurica*), полыни Гмелина (*Artemisia gmelinii*). Сборы иксодовых клещей с этих участков соответствуют маршрутам № 8, 11, частично 7 (рис. 1б, табл. 1).

Комплекс равнинных ландшафтов (около 12% площади острова) в основном формирует его центральную часть в районе озер Гусиное и Цаплинное, а также вдоль восточного побережья (маршрут № 5 и частично 3). Здесь преобладают урочища прибрежных низменностей, с разнотравными болотами и влажными разнотравными лугами (рис. 1б, табл. 1).

В нижней части западного склона центральной части острова распространены черемухово-ивовые леса из черемухи Максимовича (*Padus maximowiczii*), ив Шверина (*Salix schwerinii*) и козьей (*S. caprea*), дуба монгольского, клена зеленокорого (*Acer tegmentosum*), ольхи волосистой (маршрут № 10).

Наибольшему антропогенному влиянию на о. Путятина подвергается территория в районе поселка на побережье бухты Назимова (маршрут № 4, частично № 1–3), где наблюдаются значительное обеднение и адвентизация растительных комплексов (рис. 1б, табл. 1). Влияние деятельности человека, особенно сильное в 70–80 гг. XX века, привело к увеличению площади лугово-кустарниковых сообществ постпирогенного происхождения, преимущественно представленных ивой козьей и малиной боярышниковидной (*Rubus crataegifolius*).

Особенностью островных территорий является отсутствие многих обычных для материка видов диких прокормителей иксодовых клещей. На о. Путятина зарегистрированы: *Vulpes vulpes* Limxams, 1758 (лисица), *Erinaceus amurensis* Schrenk, 1859 (амурский еж), *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 (полевая мышь), *Microtus fortis* Buchner, 1889 (дальневосточная полевка), *Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769 (серая крыса), *Crocidura suaveolens* Pallas, 1811 (малая белозубка) (Шереметьев, 2001). Из прокормителей клещей, связанных с деятельностью человека, на острове присутствуют домашние и сельскохозяйственные животные.

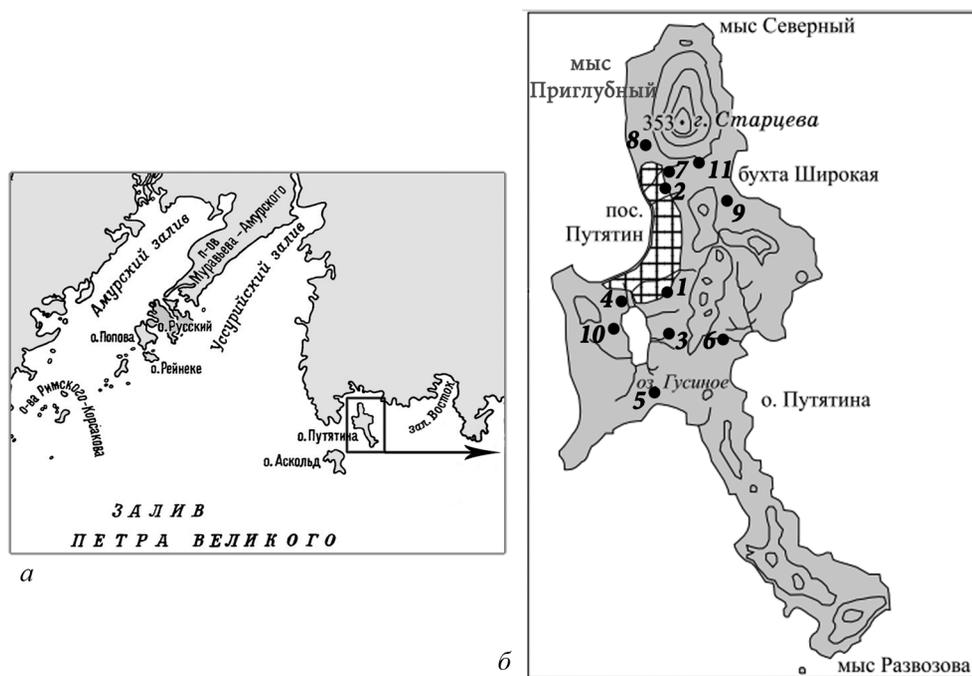
Видовую принадлежность клещей определяли по морфологическим признакам (Померанцев, 1950; Филиппова, 1977, 1997) с использованием стереомикроскопов в отраженном свете (увеличение  $\times 80$ , МС–2 «Биомед» и  $\times 84$ , МБС–10, ЛОМО, Россия).

Сравнение фаунистических структур комплексов видов иксодид, обитавших ранее (Колонин, 1986), с современным комплексом проведено по показателю процентного сходства и индексу Пиелу, который также известен как показатель выравненности Шеннона (Уиттекер, 1980). Границы 95% доверительного интервала возможной изменчивости встречаемости отдельных видов в сборах клещей рассчитаны с применением F распределения (Животовский, 1991). Все расчеты выполнены в компьютерной программе Excel.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

За время обследования (17.05–21.05.2021 г.) на о. Путятина собраны (в порядке убывания): *D. silvarum* (112 самок, 50 самцов), *H. concinna* (58 самок, 60 самцов), *I. persulcatus* (27 самок, 20 самцов, 9 нимф), *H. japonica* (7 самок, 7 самцов), *Ixodes pavlovskiy pavlovskiy* Pomerantzev, 1946 (4 самки) (табл. 2). Всего 354 особи. Таким образом, на острове наблюдается эколого-фаунистический комплекс видов иксодид, который характерен для окрестностей населенных пунктов и формируется под влиянием человека (Беликова, 1969).

Наибольший индекс обилия (ИО) клещей выявлен на маршрутах № 1 и 10 (табл. 1, рис. 1б). Первый из них проходил непосредственно по окраине пос. Путятин и в районе кладбища (6.0 особей на флаго–час); второй маршрут – по склону вдоль западного берега оз. Гусиное через дубово-мелколиственный лес и ольхово-березовые колки (7.5 особей флаго–час). Т. е. оба маршрута находятся в местах, часто посещаемых местным населением и туристами. На остальных обследованных территориях о. Путятина ИО клещей значительно ниже. Отметим, что ИО клещей на о. Путятина ниже не только среднегололетнего показателя на материке, но и на самом большом



**Рисунок 1.** Картограмма района проведенных исследований: *а* – расположение о. Путятина в заливе Петра Великого, *б* – места сбора иксодовых клещей на о. Путятина. Номера точек сбора на картограмме о. Путятина соответствуют номерам, приведенным в табл. 1. Штриховкой показана зона наиболее полного обследования.

**Figure 1.** Figure. Scheme of the location of Putyatina Island in Peter the Great Bay (*a*) and the collecting sites of ixodid ticks in its territory (*b*). The numbers of collecting sites in the map of Putyatina Island are given in Table. 1. The shaded area is the area of the most complete examination.

в Приморье о. Русский и на относительно небольшом о. Рейнеке (Никитин и др., 2018; Гордейко, 2019).

**Таблица 1.** Описание точек сбора иксодовых клещей на о. Путятина

**Table 1.** Description of collecting sites of ixodid ticks in Putyatina Island

Номера точек маршрутов, приведенных на картосхеме острова (рис. 1б)	Наименование исследуемой локации	Географические координаты середины маршрута сбора клещей (с.ш., в.д.)	Собрано клещей / число клещей на флаго-час
1	Поселок Путятин: ул. Арсеньева, ул. Озерная, район кладбища	42.858054°, 132.420642°	125 / 6.0
2	Окраина пос. Путятин (ул. Набережная)	42.876452°, 132.417007°	32 / 1.5
3, 4	Окрестности оз. Гусиное	42.851747°, 132.421356°	43 / 1.3
		42.857723°, 132.409078°	
5	Окрестности бухты Ступени	42.840354°, 132.420052°	4 / 1.0
6	Окрестности бухты Петух	42.850500°, 132.433094°	5 / 1.0
7	Подножье сопки Старцева (южный склон)	42.879384°, 132.418641°	12 / 3.0
8	Подножье сопки Старцева (западный склон)	42.8885308°, 132.412903°	18 / 3.0
9	Окрестности бухты Широкая	42.875576°, 132.434159°	5 / 1.0
10	Склон вдоль западного берега оз. Гусиное	42.852749°, 132.406840°	105 / 7.5
11	Подножье сопки Старцева (юго-восточный склон)	42.881780°, 132.426119°	5 / 0.3

Данные проведенного обследования о. Путятина подтверждают малую распространенность на нем клещей из рода *Ixodes* (табл. 2). Вместе с тем, если ранее территория этого острова – единственная из изученных островов Приморья – характеризовалась монодоминантным типом населения, то теперь и на о. Путятина подтверждено наличие бидоминантного дермаценторно-геофизалисного комплекса видов: *D. silvarum* 45.8% и *H. concinna* 33.3%. По сравнению с описаниями, сделанными ранее (Худяков, 1968; Колонин, 1986), на острове исчез *H. longicornis* (не выявлен среди 354 клещей), зато резко возросла встречаемость *D. silvarum* (с 0.4 до 45.8%), в меньшей степени возросла встречаемость *I. persulcatus*, впервые выявлен *I. pavlovskyi*.

Исчезновение *H. longicornis*, вероятно, обусловлено истреблением браконьерами на о. Путятина пятнистого оленя, встречавшегося здесь до начала–середины 90-х годов XX столетия. Несмотря на достаточно широкий круг прокормителей у этого

вида клещей (Белов и др., 2019), ряд авторов особую роль отводят пятнистому оленю (Беликова, 1969; Колонин, 1986; Филиппова, 1997). Отмеченный характер изменения фаунистического комплекса населения иксодид немаловажен по двум причинам. Первое, в последнее время эпидемиологическое значение *H. longicornis* рассматривается как чрезвычайно высокое, особенно в соседних Китае, Южной Корее и Японии (Андаев и др., 2021; Zhao et al., 2021). Второе, в 2021 г. в южной части о. Путятина вновь создано частное оленеводческое хозяйство, куда завезены пятнистые олени. Не исключено, что после появления оленей структура видов населения клещей на о. Путятина вновь обогатится *H. longicornis*, и будет важно оценить особенности его расселения по территории острова и вероятный характер связанного с этим эпидемиологического риска.

**Таблица 2.** Сравнение встречаемости видов иксодовых клещей при сборах с растительности на о. Путятина: 27.05–29.05.1983 г. (Колонин, 1986) и 17.05–20.05.2021 г.

**Table 2.** Comparison of the occurrence of ixodid tick species in Putyatín Island in collections of May 27–May 29, 1983 (Kolonin, 1986) and our collections of May 17–20, 2021

Вид клещей	Число особей	Доля от суммы особей, %	Границы 95% доверительного интервала изменения доли вида
Сбор 1983 г.			
<i>I. persulcatus</i>	12	4.7	2.8–8.3
<i>H. japonica</i>	28	10.9	8.0–15.1
<i>H. concinna</i>	202	78.6	78.3–78.7
<i>H. longicornis</i>	14	5.4	3.5–9.0
<i>D. silvarum</i>	1	0.4	0–13.2
Сумма	257	100	-
Индекс Пиелу		0.47	
Сбор 1921 г.			
<i>I. persulcatus</i>	56	15.8	15.6–16.1
<i>I. pavlovskyi</i>	4	1.1	0.4–4.0
<i>H. japonica</i>	14	4.0	2.5–6.6
<i>H. concinna</i>	118	33.3	33.2–33.5
<i>D. silvarum</i>	162	45.8	45.6–45.9
Сумма	354	100	-
Индекс Пиелу		0.71	
Значение показателя процентного сходства между двумя сборами		42.3	

Менее понятна причина роста встречаемости *D. silvarum* на территории острова (табл. 2). По имеющимся данным он всегда был на острове малочисленным (Худяков, 1968; Колонин, 1986). Возможно, повышение обилия вида стало следствием значительного роста числа заброшенных и зарастающих участков земли, возникших в результате сокращения населения поселка в 90-е годы XX века и вывода с его территории воинских частей. Такие локации в настоящее время являются местами постоянного самовыпаса скота, что, по нашим наблюдениям, обычно приводит к увеличению обилия *D. silvarum*. В подтверждение этого предположения отметим, что 100 особей этого вида из 162 (61.7%) собрано непосредственно вблизи поселка: на маршрутах № 1, 2, 4, 7 (рис. 1б). Подобный тип населения иксодид на территории Приморья Беликова рассматривает как целиком поддерживаемый деятельностью человека (Беликова, 1969).

Высокое видовое разнообразие, формирование би- и полидоминантных типов населения клещей (табл. 2) характерны и для других островов Приморья (Гордейко, 2019). Причиной этого могут быть особенности растительных формаций островных территорий в Японском море. Так, по данным Гуреминой (2005), «Характерными чертами растительности островов в настоящее время являются фрагментарность («миниатюрность») сообществ, высокая гетерогенность и пестрота видового состава ...», которые обусловлены расчленённостью рельефа, различиями в крутизне и направлении склонов, близостью моря, разнообразием почв «... создают на небольших пространствах разнообразные условия местообитания» (с. 95). И далее: «Влияние климата и почвы усугубляется деятельностью человека и в результате создаются очень пестрые разнообразные насаждения» (с. 112).

Именно антропогенное преобразование территорий, прилегающих к ряду населенных пунктов Западной Сибири, исследователи рассматривают как одну из возможных причин расширения ареала *I. pavlovskyi*, что привело к появлению локальных бидоминантных типов населения этого вида с таежным клещом и поливекторности природных очагов трансмиссивных инфекций (Ливанова и др., 2011; Романенко, 2011; Малькова и др., 2012; Якименко и др., 2013). Таким образом, причина формирования би- или полидоминантных типов населения иксодовых клещей связана с гетерогенностью среды их обитания.

Считается, что величина индекса Пиела характеризует благоприятность условий обитания видов (Сообщества и популяции ..., 2010). В случае, когда этот показатель находится в границах от 0.50 до 0.79, виды имеют неравномерное распределение и для большинства из них характерно относительно угнетенное существование. Если индекс Пиелу < 0.5 – условия неблагоприятны для всех видов, кроме доминанта. Согласно полученным данным (табл. 2), значение индекса Пиелу увеличивается, следовательно, условия обитания на о. Путятина в современный период становятся более выравненными и благоприятными для сосуществования разных видов иксодовых клещей.

Величина процентного сходства видового состава клещей из двух сборов, проведенных с территории одного острова с 40-летним разрывом, составила около 42% (табл. 2). Значение этого показателя между отдельными сборами иксодид с одних

и тех же территорий на материке колеблется от 69 до 94%, а на о. Русский составило 88% (Гордейко, 2019), т.е. было значительно большим. Однако во всех этих случаях период времени между повторными наблюдениями был около трех лет.

Таким образом, в настоящее время на о. Путятина выявлен бидоминатный гемафизалисно-дермаценторный тип населения иксодовых клещей с низким ИО для каждого представителя семейства. Следовательно, эпидемиологический риск для жителей острова и туристов по инфекциям, передающимся клещами, невысок и, как и на других островах с таким видовым составом населения, преимущественно связан с клещевыми риккетсиозами (Никитин и др., 2018). Для более точной оценки эпизоотологического и эпидемиологического потенциалов островной фауны иксодид собранные клещи переданы в специализированную лабораторию для изучения их инфицированности патогенными для человека возбудителями.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алисов Б.П. 1956. Климат СССР. М., Издательство Московского университета, 127 с. [Alisov B.P. 1956. Climate of the USSR. Moscow, Moscow University Publishing House, 127 pp. (In Russian)].
- Алифанов В.И., Богданов И.И., Нецкий Г.И., Мальков Г.Б. 1973. Типы населения иксодовых клещей (Ixodidae Murr.) и их зараженность возбудителями природноочаговых болезней на территории Западной Сибири. Эпидемиологическая география клещевого энцефалита, Омской геморрагической лихорадки и клещевого риккетсиоза Азии в Западной Сибири (вопросы инфекционной патологии). Омск, Изд-во Омский научно-исследовательский институт природноочаговых инфекций, 15–26. [Alifanov V.I., Bogdanov I.I., Netskii G.I., Malkov G.B. 1973. Population types of ixodid ticks (Ixodidae Murr.) and their infestation with naturofocal disease agents in West Siberia. Epidemiological geography of tick-borne encephalitis, Omsk hemorrhagic fever and tick-borne rickettsiosis in Asia in Western Siberia (issues of infectious pathology). Omsk, Izdatelstvo Omskii nauchno-issledovatel'skii Institute prirodnoochagovykh infektsii 15–26. (In Russian)].
- Андаев Е.И., Адельшин Р.В., Балахонов С.В. 2021. Тяжелая лихорадка с тромбоцитопеническим синдромом: современная эпидемиологическая ситуация. Эпидемиология и Вакцинопрофилактика 20 (4): 114–122. DOI: <https://doi.org/10.31631/2073-3046-2021-20-4-114-122> [Andaev E.I., Adelsin R.V., Balakhonov S.V. 2021. Severe Fever with Thrombocytopenic Syndrome: Current Epidemiological Situation. Epidemiologiya i vaksinopriifilaktika 20 (4): 114–122. DOI: <https://doi.org/10.31631/2073-3046-2021-20-4-114-122> (In Russian)].
- Беликова Н.П. 1969. Основные эколого-фаунистические комплексы иксодид, поддерживающие существование природных очагов инфекций в Приморском крае. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 4: 401–405. [Belikova N.P. 1969. The main ecological and faunal complexes of Ixodid ticks supporting the existence of natural foci of infections in Primorsky Territory. Meditsinsaya parazitologiya i parazitarnye bolezni 4: 401–405. (In Russian)].
- Белов Ю.А., Москвина Т.В., Щелканов Е.М., Бурухина Е.Г., Волков Ю.Г., Попов И.А., Какарека Н.Н., Галкина И.В., Панкратов Д.В., Суворый А.Л., Щелканов М.Ю. 2019. К вопросу о северной границе ареала и хозяевах клеща *Haemaphysalis longicornis* (Acari: Ixodidae) в Приморском крае. В кн.: Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова 30: 177–182. [Belov Yu.A., Moskvina T.V., Shchelkanov E.M., Burukhina E.G., Volkov Yu.G., Popov I.A., Kakareka N.N., Galkina I.V., Pankratov D.V., Surovyi A.L., Shchelkanov M.Yu. 2019. About the northern boundary of distribution and the host species of the ticks *Haemaphysalis longicornis* (Acari: Ixodidae) in Primorsky Territory. A.I. Kurentsov's Annual Memorial Meetings 30: 177–182. (In Russian)]. <https://doi.org/10.25221/kurentzov.30.16> <http://zoobank.org/References/6E48FF36-C541-4034-A8D6-049179C7C0CF>

- Болотин Е.И. 1980. Эколого-фаунистический обзор иксодовых клещей Приморского края. Владивосток, Деп. в ВИНТИ 22.04.80, № 1906. [Bolotin E.I. 1980. Ecological and faunistic review of ixodid ticks in Primorsky Territory. Vladivostok, Deposited at VINITI on April 22, 1980, № 1906. (In Russian)].
- Гордейко Н.С. 2019. Клещи семейства Ixodidae Приморья: типы населения, паразито-хозяйинные связи, инфицированность патогенами (на примере материковых и островных сообществ). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 22 с. [Gordeyko N.S. 2019. Ticks of the family Ixodidae of Primorye: population types, parasite-host relationships, infection with pathogens (on the example of mainland and island communities). Abstract of the dissertation of the candidate of biological Sciences. Irkutsk, 22 pp. (In Russian)].
- Гуремина Н.В. 2005. Ландшафтная характеристика и рекреационное освоение островов залива Петра Великого (Японское море). Дис. ... канд. геогр. наук. Владивосток, 185 с. [Guremina N.V. 2005. Landscape characteristics and recreational development of the islands of Peter the Great Bay (Sea of Japan): Dissertation for the degree of Candidate of Geographical Sciences. Vladivostok, 185 pp. (In Russian)].
- Животовский Л.А. 1991. Популяционная биометрия. М., Наука, 271 с. [Zhivotovskiy L.A. 1991. Population biometry. Moscow, Nauka, 271 pp. (In Russian)].
- Колесников Б.П. 1961. Растительность. Дальний Восток: физико-географическая характеристика. М., Изд-во АН СССР, 182–245. [Kolesnikov B.P. 1961. Vegetation. Far East: physical and geographical characteristics. Moscow, Izdatelstvo Akademii nauk SSSR, 182–245. (In Russian)].
- Колонин Г.В. 1986. Материалы по фауне иксодовых клещей юга Приморского края. Паразитология 20 (1): 15–18. [Kolonin G.V. 1986. Materials on the fauna of ixodid ticks from the south of Primorye Territory. Parazitologiya 20 (1): 15–18. (In Russian)].
- Леонова Г.Н. 1997. Клещевой энцефалит в Приморском крае: вирусологические и эколого-эпидемиологические аспекты. Владивосток, Дальнаука, 190 с. [Leonova G.N. 1997. Tick-borne encephalitis in Primorsky Territory: virological and environmental and epidemiological aspects. Vladivostok, Dalnauka, 190 pp. (In Russian)].
- Леонова Г.Н. 2020. Клещевой энцефалит в Дальневосточном очаговом регионе евразийского континента. Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунологии 97 (2): 150–158. [Leonova G.N. 2020. Tick-borne encephalitis in the Far East focal region of the Eurasian continent. Zhurnal mikrobiologii, epidemiologii i immunologii 97 (2): 150–158. (In Russian)]. DOI: <https://doi.org/10.36233/0372-9311-2020-97-2-150-158>
- Ливанова Н.Н., Ливанов С.Г., Панов В.В. 2011. Особенности распределения клещей *Ixodes persulcatus* и *Ixodes pavlovskyi* на границе лесной и лесостепной зон Приобья. Паразитология 45 (2): 94–103. [Livanova N.N., Livanov S.G., Panov V.V. 2011. Characteristics of the distribution of ticks *Ixodes persulcatus* and *Ixodes pavlovskyi* at the border between the forest and forest-steppe zones in the territory near Ob river. Parazitologiya 45 (2): 94–103. (In Russian)].
- Лящевская М.С., Киселёва А. Г., Родникова И.М., Пшеничникова Н.Ф., Ганзей К.С. 2014. Развитие почвенно-растительного покрова острова Путятин в позднем голоцене (Японское море). География и природные ресурсы 1: 124–133. [Lyashchevskaya M.S., Kiseleva A.G., Rodnikova I.M., Pshenichnikova N.F., Ganzey K.S. 2014. Soil-vegetation cover development in Putyatin Island in the Late Holocene (Sea of Japan). Geografiya i prirodnye resursy 1: 124–133. (In Russian)].
- Лящевская М.С. 2016. Ландшафтно-климатические изменения на островах залива Петра Великого (Японское море) за последние 20 000 лет. Успехи современного естествознания 11 (2): 372–379. [Lyashevskaya M.S. 2016. Landscape-climate changes of the Islands of Peter the Great Bay (Sea of Japan) during last 20 000 years. Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya 11(2): 372–379. (In Russian)].
- Малькова М.Г., Якименко В.В., Танцев А.К. 2012. Изменение границ ареалов пастбищных иксодовых клещей рода *Ixodes* Latr., 1795 (Parasitiformes, Ixodidae) на территории Западной Сибири. Паразитология 46 (5): 369–383. [Malkova M.G., Yakimenko V.V., Tancev A.K. 2012. Changes in the ranges of pasture

- ixodid ticks of the genus *Ixodes* Latr., 1795 (Parasitiformes, Ixodinae) in Western Siberia. *Parazitologiya* 46 (5): 369–383. (In Russian)].
- Никитин А.Я., Морозов И.М., Андаев Е.И., Алленов А.В., Сидорова Е.А., Яковчич Н.В., Бондаренко Е.И., Гордейко Н.С., Балахонов С.В. 2018. Видовой состав и возможное эпидемиологическое значение иксодовых клещей (Ixodidae) на острове Рейнеке (Приморский край). *Медицинская паразитология и паразитарные болезни* 1: 48–52. [Nikitin A.Ya., Morozov I.M., Andaev E.I., Allenov A.V., Sidorova E.A., Yakovchits N.V., Bondarenko E.I., Gordeiko N.S., Balakhonov S.V. 2018. The species composition and possible epidemiological importance of ticks (Ixodidae) on Reyneke Island (The Primorye Territory). *Medtsinsaya parazitologiya i parazitarnye bolezni* 1: 48–52. (In Russian)].
- Померанцев Б.И. 1950. Иксодовые клещи (Ixodidae). Фауна СССР. Паукообразные. М., Л., Изд-во АН СССР, 4 (2): 224 с. [Pomerancev B.I. 1950. Ixodid ticks (Ixodidae). Fauna of the USSR. Arachnoidea. Moscow–Leningrad, Nauka, 4 (2): 224 pp. (In Russian)].
- Романенко В.Н. 2011. Многолетняя динамика численности и видового состава иксодовых клещей (Ixodidae) на антропогенно нарушенных и естественных территориях. *Паразитология* 45 (5): 384–391. [Romanenko V.N. 2011. Long-term dynamics of abundance and species composition of ixodid ticks (Ixodidae) in anthropogenically disturbed and natural areas. *Parasitology* 45 (5): 384–391. (In Russian)].
- Сообщества и популяции животных: экологический и морфологический анализ. 2010. Новосибирск–Москва, Товарищество научных изданий КМК, 256 с. [Animal communities and populations: ecological and morphological analysis. 2010. Novosibirsk-Moscow, KMK Association of Scientific Publications, 256 pp. (In Russian)].
- Уиттекер Р. 1980. Сообщества и экосистемы. Пер. с англ. М., Прогресс, 326 с. [Whittaker R. 1980. Communities and ecosystems. Moscow, Progress, 326 p. (In Russian)]. (Whittaker R.H. 1975. Communities and Ecosystems. 2nd Revised Edition. New-York, Macmillan Publishing Co, 385 p.).
- Филиппова Н.А. 1977. Иксодовые клещи. Подсемейство Ixodinae. Фауна СССР. Паукообразные. Л., Наука, 4 (4): 396 с. [Filippova N.A. 1977. Ixodid ticks. Subfamily Ixodinae. Fauna of the USSR. Arachnoidea. Leningrad, Nauka, 4 (4): 396 pp. (In Russian)].
- Филиппова Н.А. 1997. Иксодовые клещи подсем. Amblyominae. Фауна России и сопредельных стран. Паукообразные. СПб., Наука, 436 с. [Filippova N.A. Ixodid ticks of the subfamily Amblyominae. Fauna of Russia and bordering countries. Arachnidae. SPb., Nauka, 436 pp.].
- Худяков И.С. 1968. К материалам по изучению иксодовых клещей в южном Приморье Дальнего Востока и на островах Японского моря. *Известия Иркутского государственного научно-исследовательского противочумного института Сибири и Дальнего Востока* 27: 323–331. [Khudyakov I.S. 1968. To the materials on the study of ixodid ticks in the southern Primorye of the Far East and in the islands of the Sea of Japan. *Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo naucho-issledovatel'skogo protivochumnogo institute Sibiri i Dalnego Vostoka* 27: 323–331. (In Russian)].
- Шереметьев И.С. 2001. Наземные млекопитающие островов залива Петра Великого (Японское море). Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 148 с. [Sheremetiev I.S. 2001. Terrestrial mammals of the Islands of Peter the Great Bay (Sea of Japan). Dissertation for the degree of Candidate of Biological Sciences. Vladivostok, 148 pp. [(In Russian)].
- Якименко В.В., Малькова М.Г., Шпынов С.Н. 2013. Иксодовые клещи Западной Сибири: фауна, экология, основные методы исследования. Омск, Изд-во ООО ИЦ «Омский научный вестник», 240 с. [Yakimenko V.V., Malkova M.G., Shpynov S.N. 2013. Ixodid ticks of Western Siberia: fauna, ecology, main research methods. Omsk, Publishing house of LLC IC "Omsk scientific Bulletin", 240 pp. (in Russian)].
- Zhao G.-P., Wang Y.-X., Fan Z.-W., Ji Y., Liu M.-J., Zhang W.-H., Li X.-L., Zhou S.-X., Li H., Liang S., Liu W., Yang Y., Fang L.-Q. 2021. Mapping ticks and tick-borne pathogens in China. *Nature Communications* 12 (1075): 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-21375-1> www.nature.com/naturecommunications

ECOLOGICAL-FAUNISTIC COMPLEX  
OF IXODID TICK SPECIES (PARASITIFORMES, IXODIDAE)  
IN PUTYATIN ISLAND (PRIMORSKY TERRITORY)

T. V. Zvereva, A. Ya. Nikitin, N. S. Solodkaya,  
Yu. A. Verzhutskaya, N. S. Gordeyko, S. V. Balakhonov

**Keywords:** Ixodid ticks, Primorye Islands, species diversity

SUMMARY

Ixodid ticks communities in Primorsky Territory are characterized by a significant diversity of species. The species richness of the family is more completely manifested in the islands of Primorye than in the mainland. Bi- and polydominant ixodid communities are observed only in islands. Monodominant tick community was, however observed only in Putyatín Island of the eight islands surveyed in 1982–1983; the goal of the present work is to describe contemporary structure of hemipopulations of adult ixodid ticks in Putyatín Island. Ticks were collected from vegetation by flagging in May 17–21, 2021 at different locations in the island. The following species have been recorded in the island (in descending order of abundance): *Dermacentor silvarum* Olenev, 1932, *Haemaphysalis concinna* Koch, 1844, *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930, *H. japonica douglasi* Nuttall et Warburton, 1915, *I. pavlovskyi pavlovskyi* Pomerantzev, 1946. In total, 354 individuals of ixodid ticks were collected. A low index of tick abundance was revealed. As a result of survey work in Putyatín Island in 2021, *H. longicornis* Neumann, 1901 was not found, *I. pavlovskyi* was registered for the first time, the abundance of *D. silvarum* increased significantly, and the abundance of *I. persulcatus* increased to a lesser extent. Possible causes of changes in the structure of ixodid tick communities are discussed. It has been established that bidominant complex of ixodid tick species is currently observed on Putyatín Island (*D. silvarum* 45.8% и *H. concinna* 33.3%), as well as in other islands of Primorsky Territory.

УДК 576.895.121+599.323.43

**УЛЬТРАСТРУКТУРА ТЕГУМЕНТА И МОРФОЛОГИЯ КАПСУЛЫ,  
ОКРУЖАЮЩЕЙ ТЕТРАТИРИДИИ  
РОДА *MESOCESTOIDES* VAILLANT, 1863  
В ПЕЧЕНИ ПОЛЁВКИ-ЭКОНОМКИ**

© 2022 г. Н. А. Поспехова<sup>а</sup>, \*, К. В. Кусенко<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,  
ул. Портовая, 18, Магадан, 685000 Россия  
\*e-mail: posna@ibpn.ru

Поступила в редакцию 29.06.2022 г.

После доработки 08.07.2022 г.

Принята к публикации 08.07.2022 г.

Впервые исследованы ультраструктура тегумента инкапсулированных тетратиридиев рода *Mesocestoides* Vaillant, 1863 (Cestoda, Cyclophyllidea, Mesocestoididae) из печени полёвок-экономок *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776) и строение окружающей их трёхслойной капсулы. На поверхности тегумента тетратиридиев отмечено несколько типов экстраклеточных структур: везикулы, мелкогранулярный материал и вакуоли. Обнаружено также явление сбрасывания микротрихий, имеющих расширенные участки. Клетки хозяина, контактирующие с экстраклеточным материалом, имеют признаки деструкции. Характерной особенностью капсул, окружающих тетратиридии, является сетчатая структура фиброзного слоя, содержащего как нативные, так и дегенерирующие клетки воспалительного ряда.

**Ключевые слова:** *Mesocestoides*, тетратиридий, ультраструктура, экстраклеточные везикулы, сброшенные микротрихии, капсула, взаимодействие паразит–хозяин

**DOI:** 10.31857/S0031184722040056, **EDN:** FGRCDD

Цестоды рода *Mesocestoides* в качестве дефинитивных хозяев используют хищных млекопитающих (лисы, песцы, волки, собаки), промежуточные хозяева более разнообразны – от амфибий до приматов (Черткова, Косупко, 1978; McAllister, Conn, 1990; Tokiwa et al., 2014; Skirnisson et al., 2016; Berrilli, Simbula, 2020; Chelladurai, Brewer, 2021). На Северо-Востоке России в качестве промежуточных хозяев *Mesocestoides* выступают грызуны и насекомоядные (Губанов, Фёдоров, 1970; Докучаев, Гуляев, 2004).

Тетратридии (метацестодная стадия этого паразита) имеют характерный облик, но отсутствие хоботка затрудняет их видовую идентификацию (Докучаев, Гуляев, 2004; Коняев и др., 2011; Zaleśny, Hildebrand, 2012; Tokiwa et al., 2014). Система классификации метацестод, используемая в настоящее время, определяет тетратридий как «алакунарную форму с ввёрнутым сколексом» (Cherwy, 2002). И если у большинства метацестод циклофиллидей имеются защитные оболочки, различные по количеству, строению и происхождению (Краснощеков, 1980), то у представителей рода *Mesocestoides* такие оболочки отсутствуют, сколекс и шейка инвагинированы внутрь тетратридия, и с тканями хозяина контактирует тегумент задней части тела метацестоды, или «hindbody» в англоязычной литературе (Conn, 1988).

Особенности морфологии покровов и паразито-хозяинных взаимодействий метацестод циклофиллидей (в том числе тетратридиев *Mesocestoides*) являются предметом многочисленных исследований (Specht, Widmer, 1972; Voge et al., 1979; Willms, Merchant, 1980; White et al., 1982; Березанцев и др., 1983; Chernin, McLaren, 1983; Engelkirk, Williams, 1983; Barton et al., 1984; Laclette et al., 1987; Conn, 1988; Moudgil et al., 2016; Оноја et al., 2017). Однако большинство таких исследований проведено на лабораторных культурах цестод и животных-хозяев, тогда как наша работа посвящена изучению морфологии зоны контакта тетратридиев рода *Mesocestoides* с тканями печени естественно заражённого хозяина – полёвки-экономки *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776) из тундровой экосистемы Чукотки. Жизненный цикл представителей рода *Mesocestoides* до сих пор не установлен (Черткова, Косупко, 1978; Loose-Frank, 1991), поэтому указать источник заражения полёвок не представляется возможным.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полёвки-экономки были отловлены в окрестностях Чаунского стационара ИБПС ДВО РАН (Северо-Западная Чукотка, Россия). При обнаружении белёсых пятен в ткани печени одной из полёвок было произведено препарирование с извлечением капсул и последующим вскрытием некоторых из них. В полости вскрытых капсул были найдены тетратридии, размер капсул в среднем составлял 2.5–3.0 мм.

Не вскрытые капсулы были иссечены из печени хозяина вместе с окружающей тканью и фиксированы в 2% растворе глутарового альдегида на 0.1 М фосфатном буфере (pH 7.2) при температуре около 4°C для электронно-микроскопического изучения. После фиксации в глутаре материал дофиксировали в 2% растворе OsO<sub>4</sub> в 0.2 М фосфатном буфере (pH 7.2) в течение 12 ч, обезвоживали и заливали в смесь ЭПОН–аралдит. В процессе дегидратации образцы окрашивали насыщенным раствором уранилацетата в 70% этаноле в течение ночи. Полутонкие срезы, полученные на микротоме LKB Bromma 2088 и LKB Nova (Sweden), были окрашены метиленовым голубым по Моргенштерну (Morgenstern, 1969) и просмотрены в микроскопе Olympus CX41 (Olympus Corporation, Japan) с цифровой камерой Olympus E-420. Ультратонкие срезы (90 нм), полученные на ультратоме LKB (Швеция), просматривали в просвечивающих электронных микроскопах JEM-1011 и JEM-1400Plus (JEOL, Япония) при 80 кВ.

### Световая микроскопия

Полутонкий срез капсулы с тетратиридием в ткани печени хозяина представлен на рис. 1А. Миграционный путь тетратиридия к месту локализации заполнен клетками хозяина, среди которых различимы гранулярные лейкоциты. Капсула состоит из трёх слоёв. Первый, наружный слой граничит с гепатоцитами хозяина и состоит из клеток умеренной электронной плотности, среди которых преобладают лейкоциты. Этот слой имеет наибольшую толщину вблизи миграционного хода и становится более тонким по мере удаления от него. Второй, средний, фиброзный слой инфильтрирован лейкоцитами, причём его наиболее удалённый от миграционного пути участок имеет наибольшую плотность расположения волокон и наименьшее количество лейкоцитов в своём составе. Толщина фиброзного слоя составляет от 120 до 280 мкм. Пространство между фиброзным слоем и поверхностью тетратиридия заполнено различными по морфологии клетками хозяина, которые можно рассматривать в качестве третьего, внутреннего слоя капсулы.

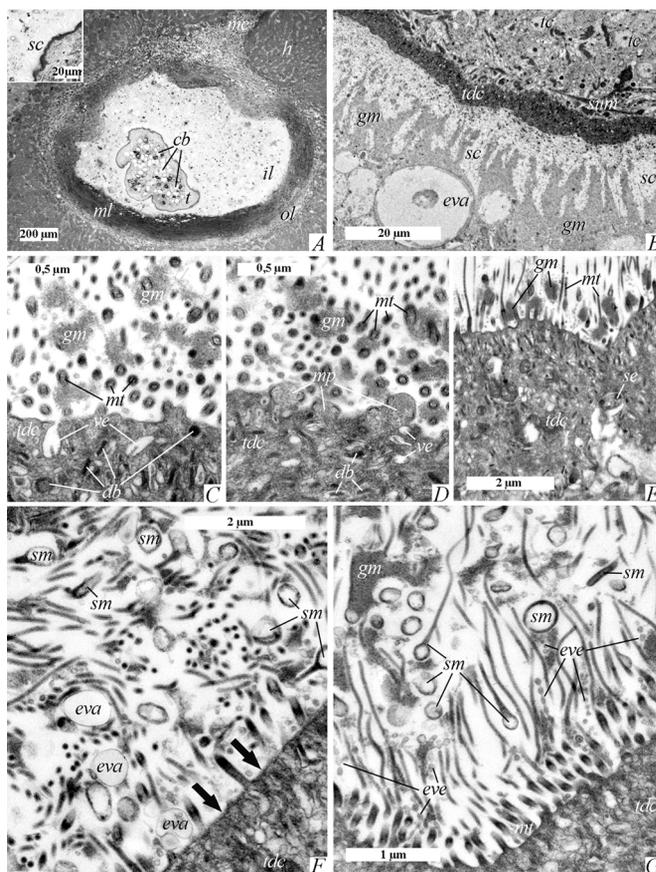
Зона контакта тетратиридия и внутреннего слоя капсулы различается по морфологии на разных участках, что хорошо заметно при рассмотрении серии тангенциальных срезов капсулы, содержащей тетратиридий. На срезах, отсекающих небольшой сектор метацестоды (рис. 1А), её поверхность отделена от клеток хозяина светлой зоной, имеющей вид «солнечной короны» (рис. 1А, врезка). Толщина этой зоны варьирует от 15 до 50 мкм. На участках непосредственного контакта микротрихий паразита с клетками хозяина светлая зона исчезает и наблюдается механическая деформация микротрихимального бордюра. Плотная дистальная цитоплазма тегумента и крупные (до 15 мкм в диаметре) известковые тельца в субтегументе тетратиридия являются наиболее заметными деталями строения паразита на светооптическом уровне.

### Электронная микроскопия

#### Тегумент задней части тела тетратиридия *Mesocestoides*

Покровы исследуемых тетратиридиев состоят из дистальной цитоплазмы тегумента, покрытой микротрихиями, базальной пластинки, субтегументальной мускулатуры и подлежащих цитонов тегумента (рис. 1В). Толщина дистальной цитоплазмы составляет от 3 до 10 мкм, базальной пластинки – около 300 нм. Цитоны тегумента с округлыми ядрами и светлой цитоплазмой располагаются в 1–2 слоя под субтегументальной мускулатурой. Последняя представлена поверхностными кольцевыми и более глубокими продольными пучками.

Дистальная цитоплазма тегумента метацестоды (рис. 1С–1Е) содержит многочисленные плотные палочковидные и дисковидные тельца диаметром около 250 нм. Регулярно встречаются палочковидные и дисковидные тельца с отслоившейся наружной мембраной. В таких тельцах между содержимым и ограничивающей мембраной наблюдается узкая светлая зона, а содержимое выглядит неоднородным по плотности.



**Рисунок 1.** Инкапсулированный тетратиридий *Mesocostoides* sp. и ультраструктура его тегумента: *A* – полутонкий срез капсулы с тетратиридием в ткани печени; на врезке – «солнечная корона»; *B* – тегумент тетратиридия с микротрихиями и гранулярным материалом; *C* – дистальная цитоплазма тегумента с плотными тельцами и везикулами; *D* – выпячивания матрикса дистальной цитоплазмы; *E* – тегумент тетратиридия с чувствительным окончанием; *F* – микротрихияльный бордюр с экстраклеточными вакуолями, мелкогранулярным материалом и сброшенными микротрихиями. Стрелками обозначены участки, лишённые микротрихий; *G* – микротрихияльный бордюр с экстраклеточными вакуолями и сброшенными микротрихиями (*bl* – базальная пластинка, *cb* – известковые тельца, *db* – плотные тельца, *eva* – внеклеточные вакуоли, *eve* – внеклеточные везикулы, *gm* – мелкогранулярный материал, *h* – гепатоцит, *hc* – клетка хозяина, *il* – внутренний слой капсулы, *mc* – миграционный канал тетратиридия, *ml* – средний слой капсулы, *mp* – выпячивание матрикса дистальной цитоплазмы, *mt* – микротрихия, *ol* – наружный слой капсулы, *sc* – «солнечная корона», *se* – чувствительное окончание, *sm* – сброшенные микротрихия, *sum* – субтегументальные мышцы, *t* – тетратиридий, *tc* – цитон тегумента, *tdc* – дистальная цитоплазма тегумента).

**Figure 1.** Encapsulated *Mesocostoides* tetrahyridium and ultrastructure of its tegument: *A* – semi-thin section of a capsule with tetrahyridium in the liver tissue; inset – “solar crown”; *B* – tetrahyridium tegument with microtrichia and fine-granular material; *C* – distal cytoplasm of the tegument with dense bodies and vesicles; *D* – matrix protrusion of the distal cytoplasm; *E* – tetrahyridium tegument with sensory ending; *F* – microtrichial border with extracellular vacuoles, fine granular material, and shed microtrichia. Arrows indicate areas devoid of microtrichia; *G* – microtrichial border with extracellular vesicles and shed microtrichia (*bl* – basal lamina, *cb* – calcareous bodies, *db* – dense bodies, *eva* – extracellular vacuoles, *eve* – extracellular vesicles, *gm* – granular material, *h* – hepatocyte, *hc* – host cell, *il* – inner layer of capsule, *mc* – migration channel of tetrahyridium, *ml* – middle layer of capsule, *mp* – matrix protrusion of distal cytoplasm, *mt* – microtrichia, *ol* – outer layer of capsule, *sc* – “solar crown”, *se* – sensory ending, *sm* – shed microtrichia, *sum* – subtegumental muscle, *t* – tetrahyridium, *tc* – tegumental cyton; *tdc* – tegument distal cytoplasm).

Многочисленные овальные везикулы, достигающие длины 400 нм, обычно содержат гранулярный материал умеренной электронной плотности либо выглядят «пустыми». Характерно расположение «пустых» везикул вблизи наружной мембраны; в редких случаях они открыты на поверхность тегумента (рис. 1С).

Наружная мембрана дистальной цитоплазмы тегумента тетратиридия на некоторых участках имеет небольшие (до 500 нм в диаметре) выпячивания, содержащие матрикс дистальной цитоплазмы (рис. 1D). Иногда такие выпячивания достигают значительного размера (до 4 мкм в диаметре).

В толще дистальной цитоплазмы отмечены безресничковые чувствительные окончания (рис. 1E). Микротрихии тегумента однотипные, с короткой (около 500 нм) базальной частью и плотной бичевидной апикальной частью, достигающей длины 15 мкм.

У наружной поверхности дистальной цитоплазмы тегумента пузыря, между микротрихиями, отмечены различные виды экстраклеточных мембранных структур и гранулярного материала.

Мелкогранулярный материал у поверхности тегумента представлен отдельными скоплениями диаметром 300–400 нм; нередко они прилегают к микротрихиям (рис. 1С–1E). По мере продвижения кнаружи мелкие порции гранулярного материала сливаются и разделяют микротрихиальный бордюр на отдельные пучки, что создаёт эффект «солнечной короны». За пределами микротрихиального бордюра гранулярный материал образует крупные скопления, контактирующие с клетками хозяина либо их фрагментами (рис. 1B).

Мембранные структуры представлены мелкими (30–60 нм) экстраклеточными везикулами и экстраклеточными вакуолями размерами 150–500 нм (рис. 1F, 1G). Везикулы часто расположены цепочками, ориентированными перпендикулярно поверхности тегумента (рис. 1G). Диаметр экстраклеточных вакуолей увеличивается по мере удаления от поверхности дистальной цитоплазмы (рис. 1F). За пределами микротрихиального бордюра отмечены вакуоли более 20 мкм в диаметре (рис. 1B).

Помимо трёх описанных видов материала, который регистрируется у поверхности дистальной цитоплазмы, мы обнаружили большое количество сброшенных микротрихий, которые встречаются регулярно, но без выраженной зависимости от морфологии зоны контакта. В толще микротрихиального бордюра, выше оснований микротрихий, рассеяны округлые вакуолеподобные структуры с плотной оболочкой диаметром 200–250 нм, изредка – до 500 нм. Эти структуры представляют собой отделившиеся микротрихии с расширенными (вздутыми) участками, которые, в зависимости от плоскости среза, могут выглядеть округлыми, овальными или могут продолжаться в плотную бичевидную структуру, аналогичную апикальной части микротрихий тегумента задней части тетратиридия (рис. 1F, 1G). Кроме того, мы наблюдали фрагменты оснований микротрихий, находящиеся на расстоянии до 5 мкм от поверхности дис-

тальной цитоплазмы. В зонах массовой «секреции» микротрихий отмечены небольшие участки поверхности, свободные от микротрихий, однако никаких признаков нарушения ограничивающей мембраны мы не обнаружили (рис. 1*F*, стрелки).

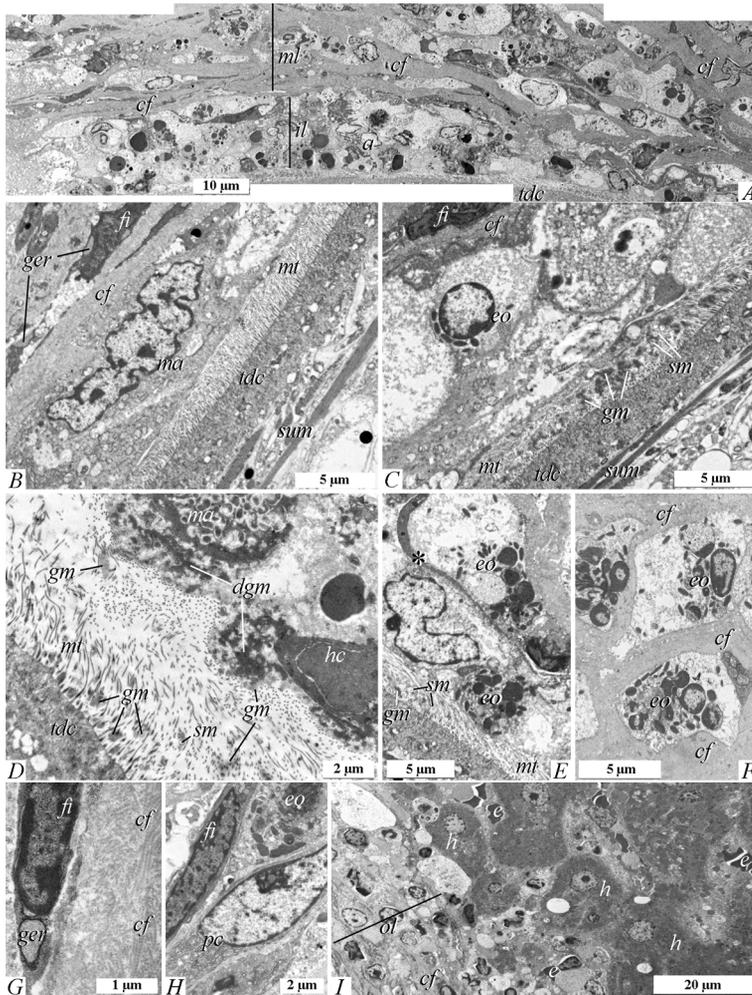
### **Зона контакта**

Зона контакта тетратиридия с организмом хозяина включает: внутренний слой капсулы, тегумент паразита вместе с его выростами (микротрихиями) и экстраклеточным материалом, а также пространство между ними, заполненное обычно клеточным детритом. Ширина этой зоны меняется в зависимости от положения тетратиридия в полости капсулы. В том случае, когда поверхность дистальной цитоплазмы тетратиридия находится на значительном расстоянии от внутреннего слоя капсулы, микротрихии вместе с мелкогранулярным материалом образуют «солнечную корону», упомянутую выше область, которая переходит в скопления того же материала с крупными эстраклеточными вакуолями (рис. 1*B*). Клетки хозяина, контактирующие с гранулярным материалом, имеют признаки повреждений: цитоплазма их вакуолизована, отмечены нарушения целостности цитоплазматической мембраны и выход в окружающее пространство гранул и липидных капель. Отмечены клетки, имеющие признаки апоптоза: конденсированный хроматин в ядрах, фрагментация ядра и клетки (рис. 2*A*). Большинство клеток в зоне контакта, судя по характерной структуре гранул, можно отнести к эозинофилам, хотя отмечено также значительное количество макрофагов.

В зоне непосредственного контакта клеток хозяина и поверхности тетратиридия происходит механическая деформация микротрихимального бордюра (рис. 2*B*, 2*C*, 2*E*). При этом расстояние между поверхностью дистальной цитоплазмы и клетками внутреннего слоя капсулы уменьшается до 1.5–2.0 мкм. Скопления мелкогранулярного материала и единичные сброшенные микротрихии (рис. 2*C* – 2*E*) постоянно присутствуют среди микротрихий. Клетки хозяина в таких зонах могут не иметь видимых повреждений (рис. 2*B*), причём в этом случае прилегающий к клетке микротрихимальный бордюр не содержит мелкогранулярного материала. Частично или полностью дегенерированные клетки, как правило, соседствуют с микротрихиями, среди которых присутствуют скопления мелкогранулярного материала (рис. 2*C* – 2*E*).

Мелкогранулярный материал иногда образует локальные скопления у поверхности клеток хозяина (рис. 2*D*), причём он располагается снаружy от гранулярного материала большей электронной плотности, который прилежит к цитоплазматической мембране клеток хозяина.

На границе внутреннего и среднего (фиброзного) слоёв капсулы мы регулярно обнаруживали фибробласты с длинными узкими выростами, которые простирались в зону контакта, ближе к повреждённым клеткам (рис. 2*E*, звёздочка).



**Рисунок 2.** Ультраструктура капсулы вокруг тетратиридия *Mesocostoides* sp.:

*A* – фрагмент капсулы хозяина: внутренний и часть среднего слоя; *B* – макрофаг у поверхности тегумента тетратиридия; *C* – деградирующий эозиноphil в зоне контакта; *D* – два вида гранулярного материала у поверхности клеток хозяина; *E* – отросток фибробласта (\*) во внутреннем слое капсулы; *F* – фрагмент фиброзного слоя с деградирующими клетками; *G* – фибробласт и коллагеновые волокна; *H* – клетки в фиброзном слое; *I* – наружный слой капсулы и ткань печени (*a* – клетки с признаками апоптоза; *cf* – коллагеновые волокна, *dgm* – плотный гранулярный материал, *e* – эритроцит, *eo* – эозиноphil, *fi* – фибробласт, *ger* – гранулярный эндоплазматический ретикулум, *gm* – мелкогранулярный материал, *h* – гепатоцит, *hc* – клетка хозяина, *il* – внутренний слой капсулы, *ma* – макрофаг; *ml* – средний слой капсулы, *mt* – микстрихии, *ol* – наружный слой капсулы, *pc* – плазматическая клетка, *sum* – субтегументальные мышцы, *tc* – цитон тегумента, *tdc* – дистальная цитоплазма тегумента).

**Figure 2.** Ultrastructure of the capsule around *Mesocostoides* tetrathyridium:

*A* – capsule fragment: inner and part of the middle layer; *B* – macrophage at the surface of the tetrathyridium tegument; *C* – degrading eosinophil in the contact zone; *D* – two types of granular material at the surface of host cells; *E* – fibroblast process (\*) in the inner layer of the capsule; *F* – fragment of the fibrous layer with degrading cells; *G* – fibroblast and collagen fibers; *H* – cells in the fibrous layer; *I* – outer layer of the capsule and liver tissue (*a* – cells with signs of apoptosis, *cf* – collagen fibers, *dgm* – dense granular material, *e* – erythrocyte, *eo* – eosinophil, *fi* – fibroblast, *ger* – granular endoplasmic reticulum, *gm* – fine-granular material, *h* – hepatocyte, *hc* – host cell, *il* – inner layer of capsule, *ma* – macrophage; *ml* – middle layer of capsule, *mt* – microtrichia, *ol* – outer layer of capsule, *pc* – plasma cell, *sum* – subtegumental muscle; *tc* – tegumental cyton; *tdc* – distal cytoplasm of tegument).

### **Средний слой капсулы**

Средний (фиброзный) слой капсулы представляет собой сетчатую структуру, которая сформирована разнонаправленными пучками коллагеновых волокон и в ячейках которой располагаются гранулоциты (преимущественно эозинофилы), макрофаги и плазматические клетки (рис. 2А, 2F – 2H). Как правило, эти клетки демонстрируют разную степень деградаци, но встречаются и клетки без видимых повреждений. Фибробласты, сопровождающие коллагеновые волокна, имеют признаки синтетической активности, в частности расширенные каналцы гранулярного эндоплазматического ретикулума (рис. 2B, 2C, 2G). Нами отмечено различие в плотности укладки пучков коллагеновых волокон в фиброзном слое капсулы: плотность увеличивается по мере удаления от миграционного пути тетратиридия вместе с уменьшением числа клеток (или их фрагментов) в составе слоя.

### **Наружный слой капсулы**

Наружный слой капсулы образован, в основном, клетками воспалительного ряда, однако между слоями этих клеток регулярно встречаются фибробласты и коллагеновые волокна небольшого сечения (рис. 2I). Гепатоциты, контактирующие с наружным слоем капсулы, содержат в своей цитоплазме вакуоли с хлопьевидным материалом. Крупные полости, содержащие везикулы, вакуоли, хлопьевидный материал и фрагменты мембран, соседствуют с гепатоцитами. Многочисленные капилляры с эритроцитами располагаются среди гепатоцитов у наружного слоя капсулы, но не отмечены в составе стенки капсулы.

### **ОБСУЖДЕНИЕ**

Капсулообразование в организме промежуточного хозяина считается характерной особенностью, сопровождающей развитие цепней на стадии метацестод (Березанцев, 1963; Specht, Widmer, 1972; Ansari, Williams, 1976; Willms, Merchant, 1980; Березанцев и др., 1983; Engelkirk, Williams, 1983; Blazek et al., 1985; Widmer, Specht, 1991 и другие). Более того, по мнению ряда авторов (Березанцев, 1963; Березанцев и др., 1983; Оксов, 1991), вокруг ларвоцист высших цестод (отряд Cyclophyllidea) капсулы формируются всегда. При этом капсулы, вне зависимости от типа ткани, в которой они располагаются (мышечная, соединительная), имеют двуслойное строение: внутренний слой образован фиброзными структурами, наружный слой богат клеточными элементами.

Капсулы, окружающие тетратиридиев в печени полёвок-экономок, выглядят, скорее, трёхслойными, причём даже средний, фиброзный слой, насыщен клеточными элементами – как интактными, так и находящимися на разных стадиях деградаци. Интересна сетчатая структура фиброзного слоя, которая хорошо видна при электронномикроскопическом изучении и плохо различима на светооптических препаратах. Формирование этой сетчатой структуры, вероятно, происходит в результате изоляции

распадающихся (и, возможно, интактных) иммунокомпетентных клеток продуктами деятельности фибробластов. Такое предположение поддерживается постоянным присутствием отростков фибробластов вблизи зоны контакта паразит-хозяин. А наличие фибробластов и коллагеновых волокон в наружном слое капсулы позволяет предположить, что фиброзный слой капсулы нарастает как с внутренней, так и с внешней стороны. Березанцев с соавторами (1983) описали в стенках капсулы вокруг метацестоды *Hydatigera taeniaeformis* (Batsch, 1786) «развитую гемициркуляторную сеть», состоящую из трёх слоёв. В нашем случае капилляры в стенке капсулы обнаружены не были, хотя мы не исключаем, что васкуляризация капсул вокруг тетратиридиев у полёвок-экономок наступает на более поздних стадиях развития паразито-хозяинных отношений.

Поскольку наш материал взят из печени полевок, зараженных естественным путем, мы можем судить о продолжительности инвазии лишь по косвенным признакам и литературным данным. Так, Березанцев с соавторами (1983) установил, что капсулы вокруг цистицерков тений достигают толщины 100–150 мкм через 50 дней после заражения. Капсулы вокруг тетратиридиев *Mesocestoides* в печени белых мышей оцениваются как «хорошо очерченные» (well-defined) только через год после экспериментального заражения промежуточного хозяина в отличие от ещё не сформированных через 44 дня после заражения (Specht, Widmer, 1972). В то же время, заметная инкапсуляция с депонированием коллагена наблюдалась уже на 35-й день после заражения белых мышей тетратиридиями *Mesocestoides*, а на 60-й день печень демонстрировала обширную регенерацию вокруг инкапсулированных тетратиридиев (White et al., 1982). По-видимому, с момента заражения полёвок-экономок прошло не менее месяца.

Строение капсул вокруг гельминтов в организмах промежуточных и паратенических хозяев имеет свои особенности. Так, личинки акантоцефалов в паратенических хозяевах образуют капсулы трёх типов: фибробластические, лейкоцитарные и промежуточные (Скоробрехова, 2014). По этой классификации капсулы вокруг тетратиридиев в полёвках-экономках можно отнести к промежуточным, поскольку в них присутствуют и фибробласты вместе с продуктами своей деятельности (коллагеновыми волокнами), и лейкоциты, которые чаще представлены гранулоцитами. Отмеченные нами клетки с признаками апоптоза в зоне контакта с хозяином регистрируются и другими авторами (Sikasunge et al., 2008), что трактуется как один из способов подавления паразитом клеточного иммунного ответа хозяина.

Гранулоциты (чаще всего эозинофилы) постоянно упоминались при описании реакции хозяина на присутствие личинок гельминтов, в частности метацестод тениид, причём разные авторы не только отмечали присутствие эозинофилов у поверхности тегумента паразита, но и описывали процессы дегрануляции, а также разрушения этих

клеток с выходом гранул в зону контакта (Ansari, Williams, 1976; Willms, Merchant, 1980; Engelkirk, Williams, 1983; Strote et al., 1991; Makepeace et al., 2012).

Те же авторы отмечают, что клетки хозяина, находящиеся в контакте с поверхностью паразита, подвергаются деградации и разрушению, тогда как сам паразит в большинстве случаев остаётся неповреждённым. Причины такой устойчивости, вероятно, кроются в защитных свойствах покровных структур метацистод, в данном случае – тегумента задней части тела тетратиридия. Наиболее полно изучены морфология и ультраструктура тегумента тетратиридиев *Mesocestoides corti/vogae* (Etges, 1991), лабораторной культуры почкующихся метацистод (Hess, Guggenheim, 1977; Hess, 1980; Voge et al., 1979). Эти авторы делят тегумент тетратиридия на 3 участка в зависимости от преобладающих типов микротрихий, причём на заднем конце тела наблюдаются только нитевидные (filamentous) микротрихии (Hess, Guggenheim, 1977). Мы обозначили такие микротрихии как бичевидные, учитывая плотность и длину апикального конца. В соответствии с международной номенклатурой микротрихий, такой тип относится к филитрихам, а именно капиллярovidным филитрихам (capilliform filitriches) (Chervy, 2009). Между микротрихиями обнаружено несколько видов экстраклеточного материала, часть которого (либо все виды, как мы предполагаем) являются секреторными продуктами тегумента.

Секреторная активность тегумента цестод отмечается на всех стадиях жизненного цикла как в природе, так и в эксперименте (Threadgold, 1965; Краснощеков и др., 1983; Laclette et al., 1987; Hoole et al., 1994; Oaks, Holy, 1994; Поспехова, 2012; Pospekhova, Regel, 2015; Mazanec et al., 2021), причём характер тегументальной секреции может значительно различаться. Например, у *Hymenolepis diminuta* (Rudolphi, 1819) отмечено выделение двух различных подтипов мелких везикул, в том числе в виде цепочек (Mazanec et al., 2021). Авторы связывают появление везикул с выходом содержимого плотных телец за пределы дистальной цитоплазмы, а размещение их в виде цепочек – с продвижением среди микротрихий.

У развивающихся аскоцерков из личинок стрекоз микротрихии наружного тегумента экзоцисты погружены в поверхностный слой (surface layer), который состоит из мелкогранулярного материала, пузырьков и фибрилл, ориентированных параллельно поверхности дистальной цитоплазмы (Pospekhova, Regel, 2015). Авторы полагают, что компоненты поверхностного слоя синтезированы цитонами тегумента экзоцисты, а сам слой аналогичен гликокаликсу и выполняет защитные функции.

Мелкогранулярный материал в виде небольших скоплений диаметром до 400 нм, который часто присутствует между микротрихиями инкапсулированного тетратиридия, напоминает по структуре гранулярный матрикс дистальной цитоплазмы. Этот материал, скорее всего, выделяется на поверхность путём отшнуровки выпячиваний дистальной цитоплазмы с последующим разрушением ограничивающей их мембраны. Кроме того, были высказаны предположения, что содержимое плотных дисковидных

и палочковидных телец претерпевает морфологические изменения, после чего либо выделяется на поверхность тегумента мерокриновым путём, формируя гликокаликс, либо служит для пополнения матрикса дистальной цитоплазмы, который расходуется в процессе жизнедеятельности паразита (Oaks, Lumsden, 1971; Wilson, Barnes, 1974; Hess, 1980).

При этом морфологически близкий к мелкогранулярному материал в некоторых работах трактовался как продукт дегрануляции прилежащих к тегументу гранулоцитов (Willms, Merchant, 1980) либо как преципитат, образованный на поверхности микротрихий в результате воздействия иммунной сыворотки хозяина (Robinson et al., 1987; Hoole et al., 1994). Действию сыворотки приписывалось также появление сброшенных микротрихий (shedded microtriches), которые, как и в нашем случае, имели вид вакуолей с плотными стенками (Hoole et al., 1994), но располагались слоем поверх микротрихимального бордюра. Послойное расположение материала, выделяемого тегументом цестод, отмечено у нескольких видов (Hoole et al., 1994; Pospekhova, Regel, 2015; Kutuyev et al., 2021), но наиболее ярко оно представлено у цистных эхинококков в виде пластинчатого слоя (laminated layer), окружающего цисту (обзор Diaz et al., 2011). По-видимому, исходным шаблоном для слоистых защитных структур на поверхности паразитических червей на разных стадиях развития служит их гликокаликс, который в большинстве случаев является как минимум двуслойным (Никишин, 2016).

Несмотря на методическую сложность исследования, экскреторно-секреторные процессы у гельминтов привлекают особое внимание, учитывая возможность использования результатов таких исследований в практических целях (Lightowers, Rickard, 1988; Harnett, 2014; Torre-Escudero et al., 2016; Drurey, Maizels, 2021; Kutuyev et al., 2021; Mazanec et al., 2021). Авторы некоторых из перечисленных работ уделяют особое внимание экстраклеточным везикулам, выделяющимся с поверхности паразитов, и мы не исключаем, что отмеченные нами цепочки везикул несут вещества с иммуномодуляторными свойствами.

Морфологические особенности зоны контакта тетратиридиев с тканями хозяина (наличие или отсутствие мелкогранулярного материала, везикул и вакуолей, расстояние до клеток хозяина, степень деградации этих клеток) не были постоянными, возможно, по причине перемещения тетратиридия внутри капсулы и создания временных локальных сайтов близкого взаимодействия поверхностей паразита и хозяина. Асимметричность реакции вокруг паразитов отмечалась и ранее. Интактные и поврежденные воспалительные клетки, клеточный мусор, гранулы эозинофилов, части микроворсинок отмечались на одной стороне цистицерка *T. taeniaeformis* в печени крысы, тогда как на противоположном полюсе поверхность паразита контактировала с нормальными гепатоцитами (Engelkirk, Williams, 1983).

Рассмотрение морфологии паразито-хозяинного взаимодействия тетратиридиев рода *Mesocestoides* с полёвками-экономками позволило отметить несколько особен-

ностей. Среди них – трёхслойная капсула, состоящая из среднего фиброзного и двух (внутреннего и наружного) лейкоцитарных слоёв; сетчатая структура фиброзного слоя, который, по-видимому, нарастает как снаружи, так и изнутри; и, наконец, массовое отделение расширенных микротрихий, не приводящее к нарушению наружной мембраны тегумента. Последнее явление было ранее описано в эксперименте, при воздействии на тегумент иммунной сыворотки (Hoole et al., 1994), тогда как в нашем случае оно наблюдалось в хозяине, заражённом естественным путём.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования проведены в ходе выполнения государственного задания по теме «Гельминты в биоценозах Северо-Восточной Азии: биоразнообразие, морфология и молекулярная филогенетика», № регистрации 1021060307693-0.

Авторы выражают благодарность рецензентам за подробный анализ и конструктивные замечания, а также благодарят заведующую редакцией журнала за обстоятельный разбор рукописи.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Березанцев Ю.А. 1963. Формирование капсул вокруг личинок паразитических червей. Вопросы патологической анатомии 83: 80–184. [Berezantsev Yu.A. 1963. Formirovanie kapsul vokrug lichinok paraziticheskikh chervei. Voprosy patologicheskoi anatomii 83: 80–184. (In Russian)].
- Березанцев Ю.А., Борисов А.В., Иванова В.Ф., Борщук Д.Б. 1983. Микрогемидциркуляторное русло капсулы, индуцированной финнами *Hydatigera taeniaeformis* в печени белых крыс. Доклады Академии Наук СССР 269 (1): 253–256. [Berezantsev Yu.A., Borisov A.V., Ivanova V.F., Borshchukov D.B. 1983. Mikrogemitsirkulyarnoe ruslo kapsuly, indutsirovannoi finnami *Hydatigera taeniaeformis* v pechni belykh kryс. Doklady Akedemii nauk SSSR 269 (1): 253–256. (In Russian)].
- Губанов Н.М., Фёдоров К.П. 1970. Фауна гельминтов мышевидных грызунов Якутии. Фауна Сибири. Новосибирск, Наука, 18–47. [Gubanov N.M., Fedorov K.P. 1970. Fauna gelmintov myshevidnykh gryzunov Yakutii. Fauna Sibiri. Novosibirsk, Nauka, 18–47. (In Russian)].
- Докучаев Н.Е., Гуляев В.Д. 2004. Землеройки-бурозубки (Sorex, Insectivora) как паратенические хозяева цестод рода *Mesocestoides*. Териологические исследования. 5: 135–138. [Dokuchaev N.E., Gulyaev V.D. 2004. Zemleroiki-burozubki (Sorex, Insectivora) kak paratenicheskie khozyaeva tsestod roda *Mesocestoides*. Teriologicheskie issledovaniya 5: 135–138. (In Russian)].
- Коняев С.В., Есаулова Н.В., Найденко С.В., Давыдова О.Е., Лукаревский В.С., Эрнандес-Бланко Х.А., Литвинов М.Н., Котляр А.К., Сидорчук Н.В., Рожнов В.В. 2011. Обнаружение *Mesocestoides paucitesticulus* Sawada et Kugi, 1973 у азиатского барсука (*Meles leucurus*) на территории России. Российский паразитологический журнал 4: 35–40. [Konyaev S.V., Esaulova N.V., Naidenko S.V., Davydova O.E., Lukarevsky V.S., Ermandes-Blanko Kh.A., Litvinov N.M., Kotlyar A. K, Sidorchuk N.V., Rozhnov V.V. 2011. *Mesocestoides paucitesticulus* Sawada et Kugi, 1973 discovery at the Asian badger (*Meles leucurus*) on the territory of the Far East in Russia. Rossiiskii parazitologicheskii zhurnal 4: 35–40. (In Russian)].
- Краснощечков Г.П. 1980. Церкомер – личиночный орган цестод. Журнал общей биологии 41 (4): 615–627. [Krasnoshchekov G.P. 1980. Cercomere, a larval organ in cestodes. Zhurnal obshchei biologii 41 (4): 615–627. (In Russian)].

- Краснощеков Г.П., Никишин В.П., Плужников Л.Т. 1983. Ультраструктура стенки цисты личинок цестод типа моноцерка. *Паразитология* 17 (5): 391–396. [Krasnoshchekov G.P., Nikishin V.P., Pluzhnikov L.T. 1983. Ultrastructure of cyst's wall in larvae of cestodes of the monocercus type. *Parazitologiya* 17 (5): 391–396. (In Russian).].
- Никишин В.П. 2016. Морфофункциональное разнообразие гликокаликса у ленточных червей. *Успехи современной биологии* 136 (5): 506–526. [Nikishin V.P. 2016. Morphofunctional diversity of glycocalyx in tapeworms. *Uspekhi sovremennoi biologii* 136 (5): 506–526. (In Russian)].
- Оксов И.В. 1991. Тканевый уровень организации системы паразит–хозяин. *Паразитология* 25 (1): 3–12. [Oksov I.V. 1991. Tissue level of organization of the host–parasite system. *Parazitologiya* 25 (1): 3–12. (In Russian)].
- Поспехова Н.А. 2012. Специфическая и неспецифическая секреция покровов у гименолепидат (Cestoda: Cyclophyllidea). *Труды Центра Паразитологии* 47: 207–214. [Pospekhova N.A. 2012. Specific and non-specific covers secretion in Hymenolepidata (Cestoda: Cyclophyllidea). *Trudy Tsentra Parazitologii* 47: 207–214. (In Russian)].
- Скоробрехова Е.М. 2014. Морфология взаимоотношений скребня *Corynosoma strumosum* (Acanthocephales: Polymorphidae) и паратенических хозяев в природе и эксперименте. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 22 с. [Skorobrekhova E.M. 2014. Morphologiya vzaimootnoshenii skrebnya *Corynosoma strumosum* (Acanthocephales: Polymorphidae) i paratenicheskikh khozyaev v proroде I eksperimente. Diss. Kand. Nauk, SPb., 22 pp. (In Russian)].
- Черткова А.Н., Косупко Г.А. 1978. Подотряд Месоцестойдаты Скржбин, 1940. Тетработриаты и мезоцестойдаты – ленточные гельминты птиц и млекопитающих. *Основы цестодологии*, Т. IX. М., Наука, 118–229. [Chertkova A.N., Kosupko G.A. 1978. Podotryad Mesocestoidata Skrjabin, 1940. Tetrabotriaty i mezotsestoidaty – lentochnye gelminty ptits i mlekopotayushchikh. *Osnovy tsestodologii*. Vol. 9, Moscow, Nauka, 118–229. (In Russian)].
- Ansari A., Williams J.F. 1976. The eosinophilic response of the rat to infection with *Taenia taeniaeformis*. *The Journal of Parasitology* 62: 728–736.
- Barton A.M., Washington E.A., Stewart A.C., Nicholas W.L. 1984. *Mesocestoides corti* in the rat: comparisons of *Mesocestoides corti* infections in rats and mice. *International Journal for Parasitology* 14 (4): 391–394. [https://doi.org/10.1016/0020-7519\(84\)90094-8](https://doi.org/10.1016/0020-7519(84)90094-8)
- Berrilli E., Simbula G., 2020. First molecular identification of the tapeworm *Mesocestoides litteratus* from an Italian wall lizard (*Podarcis siculus*). *Infection, Genetics and Evolution* 81. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2020.104233>
- Blazek K., Schramlová J., Hulínská D. 1985. Pathology of the migration phase of *Taenia hydatigena* (Pallas, 1766) larvae. *Folia Parasitologica* 32 (2): 127–37.
- Chelladurai J.R.J.J., Brewer M.T. 2021. Global prevalence of *Mesocestoides* infections in animals – A systematic review and meta-analysis. *Veterinary Parasitology* 298: 109537. DOI: 10.1016/j.vetpar.2021.109537
- Chernin J., McLaren D.J. 1983. The pathology induced in laboratory rats by metacestodes of *Taenia crassiceps* and *Mesocestoides corti* (Cestoda). *Parasitology* 87: 279–287. doi.org/10.1017/S003118200005263X
- Chervy L. 2002. The terminology of larval cestodes or metacestodes. *Systematic Parasitology* 52: 1–33. DOI: 10.1023/a:1015086301717.
- Chervy L. 2009. Unified terminology for cestode microtriches: a proposal from the International Workshops on Cestode Systematics in 2002–2008. *Folia Parasitologica* 56 (3): 199–230. DOI: 10.14411/fp.2009.025
- Conn D.B. 1988. Fine structure of the tegument of *Mesocestoides lineatus* tetrathyridia (Cestoda: Cyclophyllidea). *International Journal for Parasitology* 18: 133–135. DOI: 10.1016/0020-7519(88)90049-5

- Diaz A., Casaravilla C., Irigoien F., Lin G., Previato J.O., Ferreira F. 2011. Understanding the laminated layer of larval *Echinococcus* I: structure. *Trends in Parasitology* 27: 204–213. doi: 10.1016/j.pt.2010.12.012
- Drurey C., Maizels R.M. 2021. Helminth extracellular vesicles: Interactions with the host immune system. *Molecular Immunology* 137: 124–133. <https://doi.org/10.1016/j.molimm.2021.06.017>
- Engelkirk P.G., Williams J.F. 1983. *Taenia taeniaeformis* in the rat: ultrastructure of the host-parasite interface on days 8 to 22 postinfection. *Journal of Parasitology* 69 (5): 828–837.
- Etges F.R. 1991. The proliferative tetrathyridium of *Mesocestoides vogae* sp. n. (Cestoda). *Journal of the Helminthological Society of Washington* 58: 181–185.
- Harnett. W. 2014. Secretory products of helminth parasites as immunomodulators. *Molecular and Biochemical Parasitology* 195: 130–136. <https://doi.org/10.1016/j.molbiopara.2014.03.007>
- Hess E. 1980. Ultrastructural study of the tetrathyridium of *Mesocestoides corti* Hoeppli, 1925: Tegument and parenchima. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 61: 135–159. DOI: 10.1007/BF00925460
- Hess E., Guggenheim R. 1977. A study of the microtriches and sensory processes of the tetrathyridium of *Mesocestoides corti* Hoeppli, 1925, by transmission and scanning electron microscopy. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 53: 189–199. <https://doi.org/10.1007/BF00380464>
- Hoole D., Andreassen J., Birklund D. 1994. Microscopical observations on immune precipitates formed in vitro on the surface of hymenolepid tapeworms. *Parasitology* 109: 243–248. <https://doi.org/10.1017/S0031182000076368>
- Kutyrev I.A., Biserova, N.M., Mazur O.E., Dugarov Z.N. 2021. Experimental study of ultrastructural mechanisms and kinetics of tegumental secretion in cestodes parasitizing fish (Cestoda: Diphylobothriidea). *Journal of Fish Diseases* 44 (8): 1237–1254. DOI: 10.1111/jfd.13386
- Laclette J.P., Merchant M.T., Willms K. 1987. Histological and ultrastructural localization of antigen B in the metacestode of *Taenia solium*. *Journal of Parasitology* 73 (1):121–129.
- Lightowers M.W., Rickard M.D. 1988. Excretory–secretory products of helminth parasites: effects on host immune responses. *Parasitology* 96: 123–166. <https://doi.org/10.1017/S0031182000086017>
- Loose-Frank B. 1991. One or two intermediate hosts in the life cycle of *Mesocestoides* (Cyclophyllidea: Mesocestoididae)? *Parasitology Research* 77 (8): 726–728. DOI: 10.1007/BF00928692
- Makepeace B.L., Martin C., Turner J.D., Spech S. 2012. Granulocytes in helminth infection – who is calling the shots? *Current medicinal chemistry* 19: 1567–1586. DOI: 10.2174/092986712799828337
- Mazanec H., Konik P., Gardian Z., Kuchta R. 2021. Extracellular vesicles secreted by model tapeworm *Hymenolepis diminuta*: biogenesis, ultrastructure and protein composition. *International Journal for Parasitology* 51: 327–332. doi:10.1016/j.ijpara.2020.09.010
- McAllister C.T., Conn D.B. 1990. Occurrence of Tetrathyridia of *Mesocestoides* sp. (Cestoidea: Cyclophyllidea) in North American Anurans (Amphibia). *Journal of Wildlife Diseases* 26 (4): 540–543.
- Morgenstern E. 1969. Vergleichende lichtoptische Untersuchungen im Rahmen elektronenmikroskopischer Arbeiten an ultradünnen Schnitten. II. Färbemethoden. *Mikroskopie* 25: 250–260. [In German].
- Moudgil A.D., Singla L.D., Gupta K., Daundkar P.S., Vemu B. 2016. Histopathological and morphological studies on natural *Cysticercus fasciolaris* infection in liver of Wistar rats. *Journal of Parasitic Diseases* 40 (2): 255–258. DOI 10.1007/s12639-014-0488-5
- Oaks J.A., Lumsden R.D. 1971. Cytological studies of the absorptive surface of cestodes. V. Incorporation of carbohydrate-containing macromolecules into tegument membranes. *Journal of Parasitology* 57 (6): 1256–1268.
- Oaks J.A., Holy J.M. 1994. *Hymenolepis diminuta*: Two morphologically distinct tegumental secretory mechanisms are present in the cestode. *Experimental Parasitology* 79 (3): 292–300. DOI: 10.1006/expr.1994.1092

- Onoja R.I., Idika I.K., Ezeh I.O., Abiazute C.N. 2017. Histopathological detection of the larval stage of *Taenia taeniaeformis* (strobilocerci) and its associated lesions in liver of laboratory rats: case report. *Exploratory Animal and Medical Research* 7 (1): 97–99.
- Pospekhova N.F., Regel K.V. 2015. Morphology and ultrastructure of two schistosome cysticercoids (Cestoda: Cyclophyllidae) from the haemocoel of the dragonfly larvae. *Паразитология* 49 (5): 339–351.
- Robinson R.D., Andreassen J., Arme C. 1987. *Hymenolepis diminuta*: ultrastructural observations on complement-mediated tegumental lysis and destrobilation of 4-day-old worms in vitro. *International Journal for Parasitology* 17: 1225–1232.
- Sikasunge C.S., Phiri I.K., Johansen M.V., Willingham III A.L., Leifsson P.S. 2008. Host–cell apoptosis in *Taenia solium*-induced brain granulomas in naturally infected pigs. *Parasitology* 135 (10): 1237–1242. DOI: 10.1017/S0031182008004678
- Skirnisson K., Jouet D., Ferte H., Nielsen O.K. 2016. Occurrence of *Mesocestoides canislagopodis* (Rudolphi, 1810) (Krabbe, 1865) in mammals and birds in Iceland and its molecular discrimination within the *Mesocestoides* species complex. *Parasitology Research* 115 (7): 2597–2607. DOI 10.1007/s00436-016-5006-5
- Specht D., Widmer E. A. 1972. Response of mouse liver to infection with tetrathyridia of *Mesocestoides* (Cestoda). *Journal of Parasitology* 58: 431–437. doi.org/10.2307/3278183
- Strote G., Brattig N.W., Tischendorf F.W. 1991. Ultrastructural study of the interaction between eosinophilic granulocytes and third and fourth stage larvae of *Onchocerca volvulus*. *Acta Tropica* 48 (1): 1–8. DOI: 10.1016/0001-706x(90)90059-9
- Threadgold L. 1965. An electron microscope study of the tegument and associated structures of *Proteocephalus pollanicoli*. *Parasitology* 55: 467–472.
- Tokiwa T., Taira K., Yamazaki M., Kashimura A., Une Y. 2014. The first report of peritoneal tetrathyridiosis in squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *Parasitology International* 63: 705–707. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2014.06.005>
- Torre-Escudero E. de la, Bennett A.P.S., Clarke A., Brennan G.P., Robinson M.W. 2016. Extracellular vesicle biogenesis in helminths: more than one route to the surface? *Trends in Parasitology* 32 (12): 921–929. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pt.2016.09.001>
- Voge M., Sogandares-Bernal F., Martin J H. 1979. Fine structure of the tegument of *Mesocestoides* tetrathyridia by scanning and transmission electron microscopy. *Journal of Parasitology* 65 (4): 562–567. DOI: 10.2307/3280322
- White T.R., Thompson R.C.A., Penhale W.J., Pass D.A., Mills J.N. 1982. Pathophysiology of *Mesocestoides corti* infection in the mouse. *Journal of Helminthology* 56: 145–153. DOI: 10.1017/s0022149x00034374
- Widmer E.A., Specht H.D. 1991. Asynchronous capsule formation in the gastrointestinal tract of the prairie rattlesnake (*Crotalus viridis viridis*) Induced by *Mesocestoides* sp. tetrathyridia. *Journal of Wildlife Diseases* 27 (1): 161–163. DOI: 10.7589/0090-3558-27.1.161
- Willms K., Merchant M.T. 1980. The inflammatory reaction surrounding *Taenia solium* larvae in pig muscle: ultrastructural and light microscopic observations. *Parasite Immunology* 2: 261–275. DOI: 10.1111/j.1365-3024.1980.tb00058.x
- Wilson R.A., Barnes P.E. 1974. An in vitro investigation of dynamic processes occurring in the schistosome tegument, using compounds known to disrupt secretory processes. *Parasitology* 68 (2): 259–270. DOI: 10.1017/s0031182000045777
- Zalesny G., Hildebrand J. 2012. Molecular identification of *Mesocestoides* spp. from intermediate hosts (rodents) in central Europe (Poland). *Parasitology Research* 110 (2): 1055–1061. DOI: 10.1007/s00436-011-2598-7

TEGUMENT ULTRASTRUCTURE AND MORPHOLOGY OF THE CAPSULE  
SURROUNDING THE TETRATHYRIDIA  
OF THE GENUS *MESOCESTOIDES* VAILLANT, 1863  
IN THE LIVER OF THE ROOT VOLE

N. A. Pospekhova, K. V. Kusenko

**Keywords:** *Mesocestoides*, tetrathyridium, ultrastructure, extracellular vesicles, shed microtrichia, capsule, host–parasite interaction

SUMMARY

The ultrastructure of the tegument of encapsulated tetrathyridia of the genus *Mesocestoides* Vaillant, 1863 (Cestoda, Cyclophyllidea, Mesocestoididae) from the liver of root voles *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776) and the structure of the three-layered capsule surrounding them were studied for the first time. Several types of extracellular structures were noted on the surface of the tetrathyridia tegument: vesicles, fine granular material, and vacuoles. Besides, the phenomenon of microtrichia shedding, which have expanded parts, was found. Host cells being in contact with extracellular material show signs of destruction. A characteristic feature of the capsules surrounding the tetrathyridia is the mesh structure of the fibrous layer containing both native and degenerating inflammatory cells.

УДК 576.895.421

**НОВЫЕ ДАННЫЕ О ФОРЕЗИИ  
*GAEOLAE LAP S DEBILIS* (MA, 1996)  
(ACARI: MESOSTIGMATA: GAMASINA)  
НА КРОВОСОСУЩИХ ДВУКРЫЛЫХ  
(DIPTERA: CERATOPOGONIDAE, CULICIDAE, SIMULIIDAE)**

© 2022 г. М. К. Станюкович<sup>а</sup>, \* , Д. Д. Федоров<sup>а</sup>, С. В. Айбулатов<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Зоологический институт РАН, Университетская наб., 1,

Санкт-Петербург, 199034 Россия

\*e-mail: maria.stanyukovich@zin.ru

Поступила в редакцию 04.07.2022 г.

После доработки 15.07.2022 г.

Принята к публикации 15.07.2022 г.

Случаи форезии гамазовых клещей (Acari: Mesostigmata: Gamasina) на разных видах насекомых отмечались неоднократно. В пробе кровососущих двукрылых (Diptera: Ceratopogonidae, Culicidae, Simuliidae), собранной с человека в Псковской области (Россия), были обнаружены гамазовые клещи *Gaeolaelaps debilis* (Ma, 1996) (Acari: Mesostigmata: Gamasina), до того известные с жуков, из почвы, гнезд позвоночных и муравейников. Сведений о форезии гамазид на кровососущих двукрылых нами не было найдено.

**Ключевые слова:** форезия, гамазовые клещи (Gamasina), кровососущие двукрылые (Diptera)

**DOI:** 10.31857/S0031184722040068, **EDN:** FGRLZM

Форезия клещей на представителях членистоногих широко распространена. Случаи форезии гамазовых и иксодовых клещей на жуках, мухах уже были известны: личинки таежного клеща *Ixodes persulcatus* Schul., 1930 были обнаружены на некрофильных мухах-пиофилидах (Петрова., Басихин, 1993); два новых вида гамазовых клещей рода *Iphidozercon* были описаны с мух рода *Coproica* (Sklyar, 2003); гамазовые клещи форезировали на земляном шмеле *Bombus terrestris* L., 1758 (Хаустов., Трач, 2012); выявлена форезия гамазовых клещей на жуках рода *Dermestes* (Nava, 2015; Faraj, 2018); с Carabidae был описан *Gaeolaelaps carabidophilus* (Trach, 2012). Случаи подобной форезии свободноживущих гамазовых клещей на мошках, комарах или мокрецах нам неизвестны. Но на всех этих группах широко известна форезия водяных клещей Hydracarina (Acari: Acariformes).

В ходе сборов кровососущих насекомых с человека в районе Серебряного озера (Псковская область, Гдовский р-н, 58°16'30" с.ш., 28°9'52" в.д.) в одной из проб, состоящей из мокрецов, комаров и мошек, а именно:

1. Ceratopogonidae: одна самка *Culicoides delta* Edwards, 1939;
2. Culicidae: одна самка *Aedes communis* (de Geer, 1776); шесть самок *A. diantaeus* Howard, Dyar, and Knab, 1912; одна самка *A. punctor* (Kirby, 1837);
3. Simuliidae: 20 самок *Simulium (Schoenbaueria) subpusillum* Rubtsov, 1940.

Были обнаружены четыре самки (одна из них с яйцом) *Gaeolaelaps debilis* (Ma, 1996). Ранее *G. debilis* был известен в России только из муравейников (Kafi et al., 2020).

До сих пор в отечественной литературе (Брегетова и др., 1977) был известен род *Geolaelaps*, но в 2007 г. был доказан приоритет названия рода *Gaeolaelaps* (Halliday, Lindquist, 2007), которое в настоящий момент и используется.

Клещи *G. debilis* были описаны Ма (Ma, 1996) из гнезда даурского суслика *Spermophilus dauricus* Brandt (Rodentia: Sciuridae) и дополнены материалами из почвы из Китая. Ма (Ma, 1996, 2004) считал *G. debilis* представителем очень широко понимаемого рода *Hypoaspis* sensu lato. Впоследствии Больё (Beaulieu, 2009) стал рассматривать этот вид в составе рода *Gaeolaelaps*. В дальнейшем вид был переописан с описанием еще неописанных стадий развития (Kafi et al., 2020) в дополнение к первоописанию (Ma, 1996). Клещи *G. debilis* для переописания были собраны из почвы, из муравейника *Formica* sp. и с жуков *Cetonia* sp. (Scarabeidae) в Китае, России и Иране.

Четыре самки *G. debilis*, собранные на Серебряном озере в Гдовском районе Псковской области, соответствуют описанию и переописанию вида (Ma, 1996, 2004; Kafi et al., 2020) (рис. 1–3). К сожалению, поскольку проба кровососущих двукрылых (Diptera: Ceratopogonidae, Culicidae, Simuliidae) была общая, трудно сказать, кого конкретно гамазиды *G. debilis* использовали для форезии. Предполагаем, что встреча с почвенными клещами могла произойти либо при вылете имаго, либо при днёвках в травостое.

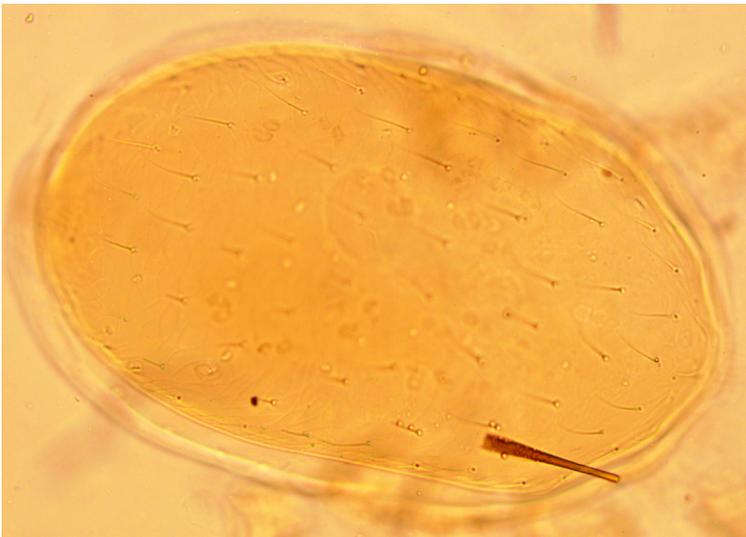
#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность за содействие в определении гамазовых клещей научному сотруднику Тюменского государственного университета Омиду Джихарчи. Работа выполнена на базе коллекции Зоологического института РАН (ЗИН РАН) (УФК ЗИН рег. № 2-2.20) в рамках Государственной темы «Разработка современных основ систематики и филогенетики паразитических и кровососущих членистоногих» (Гос. Регистрационный номер: 122031100263-1).



**Рисунок 1.** Вентральная сторона самки *Gaeolaelaps debilis* (Ma, 1996).

**Figure 1.** Ventral side of female *Gaeolaelaps debilis* (Ma, 1996).



**Рисунок 2.** Дорсальная сторона самки *G. debilis*.

**Figure 2.** Dorsal side of female *G. debilis*.



**Рисунок 3.** Хелицеры самки *G. debilis*.

**Figure 3.** Chelicerae of female *G. debilis*.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Брегетова Н.Г., Вайнштейн Б.А., Кадите Б.А., Королева Е.В., Петрова А.Д., Тихомиров С.И., Щербак Г.И. 1977. Определитель обитающих в почве клещей Mesostigmata. Ленинград, Наука, 716 с. [Bregetova N.G., Vajnshtejn B.A., Kadite B.A., Koroleva E.V., Petrova A.D., Tihomirov S.I., Scherbak G.I. 1977. Opredelitel obitayushchih v pochve kleshchei Mesostigmata. Leningrad, Nauka, 716 ss. (in Russian)].
- Петрова А.Д., Басихин П.В. 1993. О находке личинок таежного клеща *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes: Ixodidae) на некрофильных мухах-пиофилидах (Diptera: Piophilidae) на южном Ямале. Паразитология 27 (1): 427–429. [Petrova A.D., Basihin P.V. 1993. On discovery of *Ixodes persulcatus* tick larvae (Parasitiformes: Ixodidae) associated with necrophilous piophilid flies (Diptera: Piophilidae) in south Yamal. Parazitologiya 27 (1): 427–429. (in Russian)].
- Хаустов А.А., Трач В.А. 2012. Клещи (Acari), форезирующие на земляном шмеле *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae) в природном заповеднике «Мыс Мартьян». Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян» (3): 180–184. [Haustov A.A., Trach V.A. 2012. Kleshchi (Acari), foreziruyushchie na zemlyanom shmele *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae) v prirodnom zapovednike «Mys Martyan». Nauchnye zapiski prirodnogo zapovednika «Mys Martyan» (3): 180–184. (in Russian)].
- Beaulieu F. 2009. Review of the mite genus *Gaeolaelaps* Evans & Till (Acari: Laelapidae), and description of a new species from North America, *G. gillespiei* n. sp. Zootaxa, 2158: 33–49.
- Faraj A.M. 2018. A new record of skin beetles, *Dermestes frischii* Kugelann, 1792 From Kurdistan Region-Iraq (Coleoptera: Dermestidae). Polytechnic Journal 8 (1): 12–16.
- Halliday R.B., Lindquist E.E. 2007. Nomenclatural notes on the names *Gaeolaelaps* and *Geolaelaps* (Acari: Laelapidae). Zootaxa 1621 (1): 65–67.

- Hava J. 2015. First data concerning gamasid mites phoresia upon beetles of Dermestes (Acari: Mesostigmata; Coleoptera: Dermestidae) from Bohemia, Czech Republic. Euroasian Entomological Journal 14 (1): 77–78. [Гава И. 2015. Первые данные о форезии гамазовых на жуках кожеедах (Acari: Mesostigmata; Coleoptera: Dermestidae) в Богемии, Чешская Республика. Евразийский энтомологический журнал 14 (1): 77–78. (in English)].
- Kafi P., Joharchi O., Ostovan H., Gheibi M. 2020. Redescription of *Gaeolaelaps debilis* (Ma) (Acari: Mesostigmata: Laelapidae), with a key to world species of Gaeolaelaps with setae st1 off sternal shield. Acarina 28 (1): 65–74.
- Ma L. 1996. Three new species of the genus *Hypoaspis* from Jilin Province, China (Acari: Laelapidae). Acta Zootaxonomica Sinica 21 (1): 48–54.
- Ma L. 2004. Female morphological supplement and deutonymph description of *Hypoaspis debilis* Ma (Acari, Gamasina, Laelapidae). Zhuxing Xuebao 13 (2): 83–85.
- Sklyar V. E. 2003. Two new species of the genus *Iphidozercon* (Mesostigmata, Aceosejidae) from Ukraine. Acarina 11 (1): 61–64.
- Trach V. A. 2012. *Gaeolaelaps carabidophilus* n. sp., a new mite species (Acari: Mesostigmata: Laelapidae) from carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) from Southern Ukraine. Acarologia 52 (2): 157–163.

NEW DATA ON PHORESIA  
OF *GAEOLAEELAPS DEBILIS* (MA, 1996)  
(ACARI: MESOSTIGMATA: GAMASINA)  
ON BLOODSUCKING DIPTERA  
(DIPTERA: CERATOPOGONIDAE, CULICIDAE, SIMULIIDAE)

M. K. Stanyukovich, D. D. Fedorov, S. V. Aibulatov

**Keywords:** phoresia, gamasid mites (Gamasina), bloodsucking diptera (Diptera)

SUMMARY

The gamasid mites *Gaeolaelaps debilis* (Ma, 1996) (Acari: Mesostigmata: Gamasina) were found in the probe with bloodsucking diptera (Diptera: Ceratopogonidae, Culicidae, Simuliidae) from man in the Pskov region (Russia). The mites were known from beetles, soil and anthills before.

УДК 576.89(571.513)

## ЭКТОПАРАЗИТЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЮЖНОГО ПРИБАЙКАЛЬЯ

2022 г. Е. А. Вершинин<sup>а</sup>, С. А. Борисов<sup>а</sup>, О. В. Мельникова<sup>а, \*</sup>

<sup>а</sup>ФКУЗ Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора,  
ул. Трилисера, 78, Иркутск, 664047 Россия

\*e-mail: melnikovaovit@gmail.com

Поступила в редакцию 01.08.2022 г.

После доработки 06.08.2022 г.

Принята к публикации 07.08.2022 г.

Проведено паразитологическое обследование 597 экз. мелких млекопитающих, отловленных разными способами в южном Прибайкалье. С млекопитающих собрано 4056 экз. эктопаразитов (блохи, вши, иксодовые и гамазовые клещи), определено до вида 1077: два вида иксодовых клещей, три вида вшей и 20 – блох. Проведена оценка поражённости зверьков с помощью традиционных показателей – индекса обилия и индекса встречаемости. Членистоногие были обнаружены на 55.2% млекопитающих, на одну особь в среднем приходилось 6.8 эктопаразита. Инвазия гамазовыми клещами была самой интенсивной, затем следовала поражённость блохами и вшами. Иксодовые клещи встречались только на животных, отловленных с мая по сентябрь. По отдельным группам мелких млекопитающих и эктопаразитов имели место половозрастные различия инфицированности. Корреляционная связь между массой зверька и эктопаразитарной нагрузкой у лесных полёвок (красной и красно-серой) положительная, у азиатской лесной мыши – отрицательная.

**Ключевые слова:** мелкие млекопитающие, эктопаразиты, клещи, блохи, вши, индекс обилия, индекс встречаемости.

**DOI:** 10.31857/S003118472204007X, **EDN:** FGVWLZ

Мелкие млекопитающие являются основными естественными хозяевами множества патогенных агентов, которые могут вызывать заболевания человека (Ostfeld, Mills, 2007; Mihalca, Sándor, 2013). В материалах от мышевидных грызунов и землероек, обитающих в умеренном поясе Евразии, современными методами обнаруживают маркеры токсоплазм, микроорганизмов родов *Borrelia*, *Rickettsia*, *Bartonella*, *Babesia*, *Ehrlichia*, *Anaplasma*, *Leptospira*, бактерий *Francisella tularensis*, *Coxiella burnetii*, флавивирусов, хантавирусов и других патогенов, в том числе тех, которые ранее выявлены не были (Schmidt et al., 2014; Hornok et al., 2015; Tadin et al., 2016). Кроме того, мелкие млекопитающие являются прокормителями большого числа членистоногих эктопаразитов из классов Насекомых (Insecta Linnaeus, 1758) и Паукообразных (Arachnida Lamarck, 1801). Клещи, блохи и вши играют основную роль в передаче инфекции другим животным и человеку. Основное внимание специалистов по эктопаразитам Прибайкалья приковано к иксодовым клещам, особенно к таёжному, являющемуся хозяином и переносчиком большого числа патогенных агентов природно-

очаговых инфекций (Данчинова и др., 2004; Khasnatinov et al., 2016). Сведения о других эктопаразитах млекопитающих крайне скудны (Артемьева и др., 2000). Ранее мы описали заражённость мелких млекопитающих Прибайкалья преимагинальными стадиями таёжного клеща *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 (Мельникова и др., 2015) и спектр эктопаразитов, снятых со зверьков в разное время года (Вершинин и др., 2019). В настоящей работе мы обобщили и расширили эти данные, добавив к ним материалы по размерам и массе тела исследованных видов млекопитающих, провели оценку поражённости зверьков четырьмя группами эктопаразитов с половозрастными и межвидовыми различиями.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Мелких млекопитающих отлавливали в подтаёжной зоне Прибайкалья в 2010–2019 гг. разными методами (давилками Геро, ловчими конусами и канавками в зависимости от времени года). Координаты мест сбора материала указаны в табл. 1.

Зверьков измеряли (длина хвоста, длина ступни, длина уха), взвешивали и осматривали на наличие эктопаразитов; собранных членистоногих фиксировали в 70% этиловом спирте для последующего определения.

**Таблица 1.** Места сбора материала

**Table 1.** The sampling sites

Районы сбора материала	Координаты (WGS-84)		Число отловленных зверьков
	с.ш.	в.д.	
г. Иркутск	52°16'30"	104°19'19"	21
	52°19'39"	104°13'09"	15
	52°16'22"	104°26'05"	18
	52°15'52"	104°22'28"	3
Иркутский район, окр. пос. Маркова	52°12'19"	104°12'51"	21
Иркутский район, вдоль автодороги 25Н-209 (Байкальский тракт)	52°10'07"	104°30'20"	12
	52°03'37"	104°36'44"	3
	52°01'58"	104°38'38"	50
Иркутский район, вдоль автодороги 25Н-210 (Голоустненский тракт)	52°17'24"	104°43'47"	350
	52°16'45"	104°27'56"	25
	52°16'25"	104°39'45"	9
Иркутский район, залив Калей	52°06'39"	104°23'08"	2
Заларинский район, вдоль трассы Сорты – Мойган	53°29'53"	102°00'53"	9
	53°27'49"	102°08'42"	6
Баяндаевский район, р. Каменка	53°01'59"	105°22'17"	4
Эхирит-Булагатский район, окр. д. Кударейка	52°52'26"	104°26'42"	35
Ольхонский район, окр. д. Сарма	53°5'46"	106°50'21"	10
Слюдянский район, р. Хара-Мурин	51°27'15"	104°24'63"	3
Слюдянский район, р. Быстрая	51°43'44"	103°28'11"	1

Обследовано 597 мелких млекопитающих, относящихся к грызунам и насекомоядным (табл. 2), с которых снято 4056 экз. эктопаразитов (блохи, вши, иксодовые и гамазовые клещи), определено до вида 1077: два вида иксодовых клещей, три вида вшей и 20 видов блох (табл. 3). Систематика млекопитающих приведена по В.Е. Соколову (1973, 1977, 1988), идентификацию блох вшей и иксодовых клещей проводили с помощью справочных пособий (Иофф, Скалон, 1954; Сергиенко, 1974; Насекомые и клещи..., 1978; Филиппова, 1977, 1997).

Таблица 2. Таксономический состав и средние параметры обследованных млекопитающих

Table 2. Structure and average parameters of small mammals studied

Вид зверька	Число отловленных особей	Длина хвоста (см)	Длина уха (см)	Длина ступни (см)	Вес (г)
Насекомоядные Insectivora					
Бурозубка малая <i>Sorex minutus</i> Linnaeus, 1766	24	3.3 ± 0.04	0.2 ± 0.02	1.0 ± 0.01	2.5 ± 0.05
Бурозубка средняя <i>S. saecutiens</i> Laxmann, 1788	11	3.7 ± 0.10	0.4 ± 0.03	1.2 ± 0.02	5.9 ± 0.40
Бурозубка равнозубая <i>S. isodon</i> Turon, 1924	19	3.9 ± 0.07	0.4 ± 0.05	1.2 ± 0.03	6.9 ± 0.48
Бурозубка обыкновенная <i>S. araneus</i> Linnaeus, 1758	66	3.8 ± 0.04	0.4 ± 0.04	1.2 ± 0.01	6.4 ± 0.11
Бурозубка тундряная <i>S. tundrensis</i> Merriam, 1900	49	3.4 ± 0.06	0.4 ± 0.09	1.2 ± 0.04	4.9 ± 0.15
Бурозубка арктическая <i>S. arcticus</i> Kerr, 1792	8	3.4 ± 0.10	0.3 ± 0.03	1.2 ± 0.07	4.9 ± 0.26
Бурозубка крупнозубая <i>S. darphaenodon</i> Thomas, 1907	8	3.6 ± 0.15	0.4	1.2 ± 0.03	5.5 ± 0.33
Бурозубка крошечная <i>S. minutissimus</i> Zimmermann, 1780	1	3.3	—	1.0	2.2
Грызуны Rodentia					
Мышовка лесная <i>Sicista betulina</i> (Pallas, 1779)	1	8.6	0.9	0.9	9.2
Красно-серая полевка <i>Clethrionomys rufocanus</i> (Sundevall, 1846)	42	2.9 ± 0.08	1.3 ± 0.05	2.0 ± 0.13	28.5 ± 1.96
Красная полевка <i>Cl. rutilus</i> (Pallas, 1779)	107	2.6 ± 0.03	1.3 ± 0.01	1.6 ± 0.02	17.1 ± 0.37
Лемминг лесной <i>Myopus schisticolor</i> (Liljeberg, 1844)	2	2.1 ± 0.25	1.2	1.7 ± 0.05	18.1 ± 1.95
Полевка-экономка <i>Microtus oeconomus</i> Pallas, 1776	70	3.3 ± 0.06	1.1 ± 0.02	1.8 ± 0.02	23.9 ± 1.18
Узкочерепная полевка <i>M. gregalis</i> (Pallas, 1779)	8	2.1 ± 0.11	1.0 ± 0.02	1.5 ± 0.07	21.1 ± 3.30
Темная (пашенная) полевка <i>M. agrestis</i> (Linnaeus, 1761)	41	2.6 ± 0.09	1.2 ± 0.03	1.7 ± 0.02	23.1 ± 1.12
Серая (обыкновенная) полевка <i>M. arvalis</i> (Pallas, 1778)	8	2.4 ± 0.05	1.0 ± 0.03	1.4 ± 0.02	13.9 ± 0.73
Восточно-европейская полевка <i>M. levis</i> Miller, 1908	57	2.9 ± 0.06	1.2 ± 0.17	1.5 ± 0.02	23.9 ± 1.04
Мышь-малютка <i>Microtus minutus</i> (Pallas, 1771)	10	4.2 ± 0.12	0.7 ± 0.04	1.3 ± 0.08	5.4 ± 0.38
Азиатская лесная мышь <i>Arodemus spectosus</i> (Temminck, 1844)	21	8.2 ± 0.15	1.4 ± 0.03	2.6 ± 0.19	25.5 ± 1.52
Полевая мышь <i>Arodemus agrarius</i> (Pallas, 1771)	3	6.4 ± 0.10	1.2 ± 0.03	1.8 ± 0.06	17.8 ± 1.25
Домовая мышь <i>Mus musculus</i> Linnaeus, 1758	1	6.5	1.2	2.0	14.0
Крыса серая <i>Rattus norvegicus</i> Berkenhout, 1769	12	11.1 ± 1.24	1.7 ± 0.11	3.0 ± 0.20	92.2 ± 20.89
Бурундук азиатский <i>Eutamias sibiricus</i> (Laxmann, 1769)	2	9.3 ± 1.45	1.6 ± 0.05	3.5 ± 0.15	90.4 ± 15.35
Суслик длиннохвостый <i>Urocitellus undulatus</i> (Pallas, 1778)	4	9.7 ± 0.11	1.0 ± 0.09	4.3 ± 0.11	440.0 ± 12.91

**Таблица 3.** Видовой состав сообществ эктопаразитов, обнаруженных на мелких млекопитающих в Южном Прибайкалье (2010–2019 гг.)  
**Table 3.** Small mammals' ectoparasites (South of Baikal region, 2010–2019)

Вид эктопаразита	Краткая справка	Количество собранных особей	Млекопитающие, на которых обнаружен данный эктопаразит
<i>Ixodes persulcatus</i> (Shulze, 1930)	<p>Класс <b>Паукообразные</b> – Arachnida Lamarck, 1801            Подкласс <b>Клещи</b> – Acari Leach, 1817            Отряд <b>Паразитиформные клещи</b> – Parasitiformes Reuter, 1909            Семейство <b>Иксодовые клещи</b> – Ixodida Leach, 1815</p>	166	<i>S. araneus</i> , <i>Cl. rufocanus</i> , <i>Cl. rutilus</i> , <i>M. oeconomus</i> , <i>M. agrestis</i> , <i>A. speciosus</i> , <i>Mus musculus</i> , <i>E. sibiricus</i> <i>U. undulatus</i>
<i>Dermacentor nuttalli</i> Olenov, 1928	<p>Таежный клещ приурочен главным образом к различным вариантам тайги, но встречается и в некоторых других растительных формациях. Нимфы и личинки паразитируют на мелких и средних млекопитающих и птицах.            Эндемик сухих монгольских степей. Ареал охватывает южные районы Забайкалья, Восточной и Средней Сибири, горные степи Алтая. Заселяет различные тапы степи от луговых до полупустынных</p> <p>Надсемейство <b>Гамазовые клещи</b> – Gamasinae Kramer, 1881</p>	3	<i>S. minutus</i> , <i>S. caecutiens</i> , <i>S. isodon</i> , <i>S. araneus</i> , <i>S. tundrensis</i> , <i>S. arcticus</i> , <i>Cl. (M.) rufocanus</i> , <i>Cl. (M.) rutilus</i> , <i>Myopus schisticolor</i> , <i>M. oeconomus</i> , <i>M. gregalis</i> , <i>M. agrestis</i> , <i>M. arvalis</i> , <i>M. levis</i> , <i>Micromys minutus</i> , <i>A. speciosus</i> , <i>Rattus norvegicus</i> , <i>E. sibiricus</i> , <i>U. undulatus</i>
<i>Amalaraeus penicilliger</i> (Grube, 1851)	<p>Класс <b>Насекомые</b> – Insecta Linnaeus, 1758            Отряд <b>Блохи</b> – Siphonaptera Latreille, 1825</p>	2740	<i>Microtus oeconomus</i> , <i>M. gregalis</i> , <i>M. levis</i> , <i>Clethrionomys rufocanus</i>
<i>Amphipsylla sibirica</i> Ioff, 1946	<p>Вид распространен в Евразии и Северной Америке. Паразит лесных полевков и других грызунов, обитателей леса и лугов</p> <p>Паразит лесных полевков (<i>Clethrionomys</i>) и других мелких лесных зверьков. Распространен во многих лесных районах северного полушария (Западная Европа, Лапландия, Урал, Тянь-Шань, Сибирь, Канада)</p>	76	<i>Microtus oeconomus</i> , <i>M. gregalis</i> , <i>M. levis</i> , <i>Clethrionomys rufocanus</i>
<i>Amphipsylla sibirica</i> Ioff, 1946		138	<i>Sorex caecutiens</i> , <i>S. isodon</i> , <i>S. araneus</i> , <i>S. tundrensis</i> , <i>Cl. rufocanus</i> , <i>Cl. rutilus</i> , <i>M. oeconomus</i> , <i>M. gregalis</i> , <i>M. agrestis</i> , <i>M. levis</i> , <i>Micromys minutus</i>

<i>Catallagia</i> (Hopkins at Rothshild, 1962)	Блохи этого рода, по-видимому, наиболее обильны весной, затем осенью и зимой. Летом довольно малочисленны	29	<i>S. caecutiens</i> , <i>S. araneus</i> , <i>S. tundrensis</i> , <i>M. oeconomus</i> , <i>M. agrestis</i> , <i>M. levis</i> <i>S. araneus</i>
<i>Catallagia dascenkoi</i> Ioff, 1940	Паразит лесных полевков. Найден на Урале, Алтае в центральной части Якутии, в Забайкалье и лесных районах Монголии	1	
<i>Catallagia fetisovi</i> Vovchinskaja, 1944	Вид зарегистрирован в Забайкалье, Предбайкалье, Тыве. Паразитирует на красной полевке, азиатской лесной мыши, пищуе, солонное	2	<i>S. tundrensis</i> , <i>M. agrestis</i>
<i>Catallagia ioffi</i> Scalon, 1950	Вид широко распространен в таежной полосе Сибири, встречается в лесах Восточной Монголии. Паразит лесных полевков	19	<i>Urocitellus undulatus</i>
<i>Citeloptyllus tesquorum</i> Wagner, 1898	Встречается на сусликах в степях от Украины (Мариуполь) до Китая	1	<i>S. caecutiens</i> , <i>S. isodon</i> , <i>S. arcticus</i> , <i>Cl. rufocanus</i>
<i>Corrodopsylla birulai</i> (Ioff, 1928)	Паразит кутур и землероек. Распространён от Брянских лесов на западе, Архангельска на севере, Тянь-Шаня на юге до Забайкалья, Приамурья и Приморья включительно	14	<i>M. levis</i>
<i>Stenophthalmus assimilis</i> Tashenberg, 1880	Паразит серых полевков и многих других мелких грызунов, распространенных в луговых и луго-лесных местностях от Голландии до Западного Забайкалья, Алтая и Тянь-Шаня	6	<i>Cl. rutilus</i> , <i>M. agrestis</i> , <i>Apodemus speciosus</i>
<i>Stenophthalmus pisticus</i> Ioff et Scalon, 1950	Паразит бурундука. Отмечен во многих местах Азии – в Приморье, Приамурье, Забайкалье, Прибайкалье, на Алтае, в Ханты-Мансийске, а также в Корее	2	<i>Cl. rufocanus</i>
<i>Frontopsylla elata</i> (Jordan et Rothshild, 1915)	Паразитирует на разных видах полевков (преимущественно серых) и многих других грызунов не обнаруживая явной специфичности в выборе хозяина и станции. Предпочитают умеренно влажные и влажные местности (лесостепь, лес и горы)	1	<i>S. minutus</i>
<i>Frontopsylla luculenta</i> Jordan et Rothshild, 1923	Восточносибирская форма, распространенная в Предбайкалье (окрестности Иркутска), Западном и Восточном Забайкалье	4	<i>Cl. rutilus</i> , <i>M. agrestis</i>
<i>Hystriehopsylla microti</i> Scalon, 1950	Обитатель гнезд мелких лесных млекопитающих Забайкалья, Приамурья, Приморья, Сихотэ-Алиня, Кореи	6	<i>Cl. rufocanus</i> , <i>Cl. rutilus</i>
<i>Peromyscopsylla osisibirica</i> (Scalon, 1936)	Вид распространен в лесных районах Иркутской области, в Забайкалье, Якутии, Хабаровском и Приморском краях, в Корее. Паразитируют на лесных полевках. Чаще осенью		

Таблица 3. Продолжение  
Table 3. Continuation

Вид эктопаразита	Краткая справка	Количество собранных особей	Млекопитающие, на которых обнаружен данный эктопаразит
<i>Megabothris advenarius</i> Wagner, 1927	Как правило, замещает <i>M. gestangulatus</i> в лесах Восточной Сибири.	1	<i>M. oeconomus</i>
<i>Megabothris gestangulatus</i> (Wahlgren, 1903)	Вид широко распространен на различных видах полевков и других грызунов в лесах Евразии. Зарегистрирован в Западной Сибири, в Тыве, на Алтае и Тянь-Шане, в Иркутской области, в Якутии, в Забайкалье	27	<i>S. araneus</i> , <i>Cl. rufocanus</i> , <i>Cl. rutilus</i> , <i>M. oeconomus</i> , <i>M. agrestis</i>
<i>Monopsyllus tamias</i> Wagner, 1927	Паразит бурундука ( <i>Eutamias sibiricus</i> ), часто встречающийся на белках. Распространен в лесах от Поволжья до Сахалина, включая Урал, Сибирь, Алтай, Тыву, Дальний Восток, лесные районы Монголии	4	<i>Eutamias sibiricus</i>
<i>Neopsylla acanthina</i> Jordan et Rothshild, 1923	Обитает в лесных и лесостепных районах. Встречается на бурундуках, лесных мышах и полевках. Сибирский вид, известный из многих мест	7	<i>Cl. rutilus</i> , <i>M. oeconomus</i> , <i>M. gregalis</i> , <i>M. agrestis</i> , <i>A. speciosus</i>
<i>Palaeopsylla sorecis</i> (Dale, 1878)	Паразиты землероек (Soricidae), обитающих в Европе и Азии. Вид распространен от Англии до Тянь-Шаня, Алтая и Западного Забайкалья	4	<i>S. caecutiens</i> , <i>S. isodon</i> , <i>S. araneus</i>
<i>Rhadinopsylla pseudodahurica</i> Scalon, 1950	Паразитирует на грызунах, главным образом, зимой. Встречаются в разных местах Азии, куда входят Иркутская область, Якутия, Забайкалье и др.	14	<i>S. caecutiens</i> , <i>S. isodon</i> , <i>S. araneus</i> , <i>S. tundrensis</i> , <i>Cl. rutilus</i> , <i>M. oeconomus</i>
<i>Stenoponia formozow</i> Ioff et Tiflov, 1933	Блоха гнезд полевков. Известна из Восточного Забайкалья и Благовещенска	2	<i>Cl. rufocanus</i> , <i>Myopus schisticolor</i>
<i>Hoplopleura acanthopus</i> Вутеистер, 1839	Отряд <b>Вши</b> – Anoplura Leach, 1815 Регистрируются на широком круге хозяев: полевки, хомячки, тушканчики, бурозубки и пр. Иногда встречаются в большом количестве	541	<i>S. araneus</i> , <i>M. oeconomus</i> , <i>M. gregalis</i> , <i>M. arvalis</i> , <i>M. levis</i> , <i>Micromys minutus</i>
<i>Hoplopleura edentula</i> Fahrenholz, 1916		8	<i>Cl. rufocanus</i>
<i>Hoplopleura longula</i> Neumann, 1909	1	1	<i>Micromys minutus</i>

Для количественной характеристики пораженности зверьков использовали традиционные показатели: индекс обилия (ИО, среднее число особей данного вида, приходящееся на единицу учёта) и индекс встречаемости (ИВ, число проб, в которых обнаружены особи этого вида, выраженное в процентах от общего числа исследованных проб) (Беклемишев, 1970).

При статистической обработке результатов применяли критерий Стьюдента (*t*-критерий) и корреляционный анализ; за статистически достоверный принимали уровень значимости  $P < 0.05$ . Расчеты проводили с помощью программы Microsoft Excel 2007.

### **Краткая ландшафтно-климатическая характеристика обследуемой территории**

Южное Прибайкалье находится в природной зоне южной тайги и характеризуется резко континентальным климатом и значительной высотой территории над уровнем моря. Сложный горный рельеф создает разнообразные условия нагревания и охлаждения земной поверхности, обуславливает своеобразное распределение атмосферных осадков, ветрового режима и других явлений (<http://az-kozin.narod.ru/klimat.html>), что обеспечивает многообразие ландшафтов обследуемой территории.

Большая часть отловов происходила в Иркутском районе вдоль Байкальского и Голоустненского трактов. Байкальский тракт располагается по правому берегу р. Ангары, соединяя г. Иркутск с пос. Листвянка на оз. Байкал. Голоустненский тракт проходит в юго-восточном направлении от областного центра до пос. Большое Голоустное на Байкале. Обе дороги пролегают по таёжным округам предгорьев Приморского хребта, где широко представлены подгорные подтаёжные сосновые комплексы, с подлеском из рододендрона даурского (Ландшафты..., 1977).

Слюдянский район расположен на южном побережье Байкала. Район отличается от других большим увлажнением и большей теплообеспеченностью. Перепад высоты в 1800 м обуславливает эффект высотной поясности с большим разнообразием ландшафтов, входящих в горнотаёжные южносибирские и Байкало-Джугджурские комплексы (Ландшафты..., 1977).

Баяндаевский, Эхирит-Булагатский и Ольхонский районы расположены в юго-восточной части Иркутской области. Территория характеризуется умеренно теплым и недостаточно влажным климатом. Растительный покров представлен сложным сочетанием лесов, степей, лугов и болот. Лесная растительность занимает более половины общей площади округа и представлена темнохвойными (из кедра и ели), светлохвойными (из сосны и лиственницы) и мелколиственными (из березы и осины) лесами. Многие участки значительно нарушены хозяйственной деятельностью человека.

Заларинский район расположен на юго-западе Иркутской области. Территория района относится к Иркутско-Черемховской равнине Предсаянского краевого прогиба. Преобладающие ландшафты – подгорные подтаёжные светлохвойные плоских и волнистых равнин сосновые и сосново-лиственничные, преимущественно травяные (Атлас..., 2004).

### **РЕЗУЛЬТАТЫ**

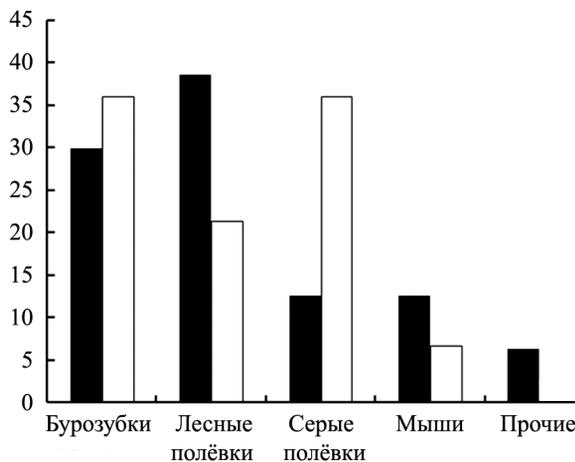
Из 597 обследованных зверьков эктопаразиты были обнаружены на 330 (55.2% пораженности), ИО в среднем составил 6.8 (табл. 4). Инвазия гамазовыми клещами была самой интенсивной (ИВ = 34.8%, ИО = 4.6), затем следовала пораженность блохами (ИВ = 27.8%, ИО = 0.7) и вшами (ИВ = 10.4%, ИО = 1.3). Нимфы и личинки иксодовых клещей по совокупности встретились на 8.4% зверьков (ИО = 0.3). Блохами в наибольшей степени оказались поражены длиннохвостый суслик, бурундук, полёвки – экономка, тёмная и красно-серая; вши и гамазовые клещи изобиливали на вос-

точноевропейской, обыкновенной и узкочерепной полёвке. Иксодовых клещей чаще снимали с бурозубок и лесных полёвок. В целом наибольшее количество паразитов на одного зверька пришлось на восточноевропейскую полёвку (табл. 4).

Из определённых до вида членистоногих идентифицировано 20 видов блох, три вида вшей и два вида иксодовых клещей (табл. 3). Гамазовых клещей не определяли. Самым массовым видом блох в исследованной выборке были *Amphipsylla sibirica* и *Amalaraeus penicilliger* (38.5 и 21.2% соответственно), среди вшей абсолютно преобладала *Hoplopleura acanthopus* (98.4%). Личинки и нимфы степного клеща *Dermacentor nuttalli* сняты только с длиннохвостого суслика в степном биотопе, все остальные иксодиды были незрелыми стадиями таёжного клеща.

Поражённость млекопитающих заметно варьировала в зависимости от сезона их отлова, а также от пола и возраста зверьков.

Соотношения мелких млекопитающих разных систематических групп в холодный (с октября по апрель) и тёплый (с мая по сентябрь) периоды были разными (рис. 1). В «зимних» отловах преобладали серые полёвки (36.0 против 12.6%,  $t = 6.34$ ,  $df = 183$ ,  $P < 0.001$ ), в «летних» – лесные (38.6 против 21.3%,  $t = 3.67$ ,  $df = 143$ ,  $P < 0.001$ ). Неодинаковыми оказались и степени инвазии зверьков. В целом в холодный период на одного зверька приходилось 7.5 эктопаразита, а в тёплый – 3.8 с заметными различиями по группам как млекопитающих, так и паразитов (табл. 5). В общей сложности в тёплый период поражённость зверьков была выше (76.4 против 48.9%,  $t = 6.21$ ,  $P < 0.01$ ), в том числе блохами (35.4 против 25.7%,  $t = 2.06$ ,  $P < 0.05$ ) и гамазовыми клещами (43.3 против 32.6%,  $t = 2.19$ ,  $P < 0.05$ ). В то же время завшивленные зверьки летом встречались реже, чем зимой (6.3 против 11.5%,  $t = 1.99$ ,  $P < 0.05$ ). На животных, отловленных в «зимний» период, полностью отсутствовали иксодовые клещи. Лесные полёвки в тёплый период прокармливали на себе все группы паразитов чаще, чем в холодный (блохи:  $t = 2.11$ ,  $P < 0.05$ ; вши:  $t = 2.30$ ,  $P < 0.05$ ; гамазовые клещи:  $t = 4.46$ ,  $P < 0.001$ ; все эктопаразиты:  $t = 7.51$ ,  $P < 0.001$ ).



**Рисунок 1.** Соотношение в отловах мелких млекопитающих разных групп в холодный (белые столбики) и тёплый (черные столбики) периоды года.

**Figure 1.** Ratio of small mammals groups in traps during cold (white columns) and warm (black columns) year period.

Таблица 4. Встречаемость и индекс обилия эктопаразитов на разных видах мелких млекопитающих

Table 4. Ectoparasites load and occurrence on different small mammals

Вид зверька	Блохи		Вши		Гаммазовые клещи		Иксодовые клещи		Все эктопаразиты	
	ИВ ( $X \pm m, \%$ )	ИО	ИВ ( $X \pm m, \%$ )	ИО	ИВ ( $X \pm m, \%$ )	ИО	ИВ ( $X \pm m, \%$ )	ИО	ИВ ( $X \pm m, \%$ )	ИО
Бурозубка малая	4.2 ± 4.08	0.4	0	0	20.8 ± 8.29	0.5	0	0	25.0 ± 8.84	0.5
Бурозубка средняя	27.3 ± 13.43	0.8	0	0	36.4 ± 14.50	2.3	0	0	54.5 ± 15.01	3.1
Бурозубка равнозубая	26.3 ± 10.10	0.5	0	0	42.1 ± 11.33	0.9	0	0	57.9 ± 11.33	1.4
Бурозубка обыкновенная	15.2 ± 4.41	0.2	1.5 ± 1.50	0.02	33.3 ± 5.80	1.0	6.1 ± 2.94	0.1	50.0 ± 6.15	1.3
Бурозубка тундрая	12.2 ± 4.68	0.2	0	0	36.7 ± 6.89	4.0	0	0	42.9 ± 7.07	4.2
Бурозубка арктическая	12.5 ± 11.69	0	0	0	37.5 ± 17.12	1.1	0	0	37.5 ± 17.12	1.3
Бурозубка крупнозубая	12.5 ± 11.69	0.1	0	0	0	0	0	0	12.5 ± 11.69	0.1
Бурозубка крошечная	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Бурозубка <i>Boetx sp.</i>	4.8 ± 4.65	0.1	0	0	57.1 ± 10.80	1.6	52.4 ± 10.90	1.1	71.4 ± 9.86	2.7
<b>Бурозубки в целом</b>	<b>13.5 ± 2.38</b>	<b>0.2</b>	<b>0.5 ± 0.48</b>	<b>0.005</b>	<b>34.8 ± 3.31</b>	<b>1.7</b>	<b>7.2 ± 1.80</b>	<b>0.1</b>	<b>46.4 ± 3.47</b>	<b>2.1</b>
Красно-серая полёвка	45.2 ± 7.68	1.1	9.5 ± 4.53	0.2	40.5 ± 7.57	0.9	26.2 ± 6.78	1.6	71.4 ± 6.97	3.8
Красная полёвка	33.6 ± 4.57	0.7	0.9 ± 0.93	0.01	16.8 ± 3.62	0.4	11.2 ± 3.05	0.5	43.0 ± 4.79	1.6
<b>Лесные полёвки</b>	<b>36.9 ± 3.95</b>	<b>0.8</b>	<b>3.4 ± 1.48</b>	<b>0.1</b>	<b>23.5 ± 3.47</b>	<b>0.6</b>	<b>15.4 ± 2.96</b>	<b>0.8</b>	<b>51.0 ± 4.10</b>	<b>2.2</b>
Полёвка-экономка	48.6 ± 5.97	1.5	8.6 ± 3.35	0.5	15.7 ± 4.35	0.4	1.4 ± 1.41	0.04	57.1 ± 5.91	2.3
Узкочерепная полёвка	25.0 ± 15.31	0	37.5 ± 17.12	4.1	25.0 ± 15.31	10.4	0	0	62.5 ± 17.12	14.5
Темная полёвка	43.9 ± 7.75	0.7	0	0	39.0 ± 7.62	3.6	7.3 ± 4.07	0.1	68.3 ± 7.27	4.4
Обыкновенная полёвка	0	0	87.5 ± 11.69	4.1	87.5 ± 11.69	10.4	0	0	100.0 ± 9.05	14.5
Восточно-европейская полёвка	29.8 ± 6.06	0.8	63.2 ± 6.39	11.3	82.6 ± 5.04	32.5	0	0	87.7 ± 4.35	44.6
<i>Microtus sp.</i>	0	0	50.0 ± 35.36	1	50.0 ± 35.36	3.0	50.0 ± 35.36	0.5	100.0 ± 19.36	4.5
<b>Серые полёвки</b>	<b>38.2 ± 3.56</b>	<b>1.0</b>	<b>28.5 ± 3.31</b>	<b>4.0</b>	<b>45.2 ± 3.65</b>	<b>11.8</b>	<b>2.69 ± 1.19</b>	<b>0.04</b>	<b>71.5 ± 3.31</b>	<b>16.8</b>
Мышь-малютка	10.0 ± 9.49	0.1	30.0 ± 14.49	0.4	70.0 ± 14.49	3.8	0	0	70.0 ± 14.49	4.3
Азиатская лесная мышь	19.1 ± 8.57	0.4	0	0	9.5 ± 6.41	1.3	14.3 ± 4.64	0.5	33.3 ± 10.29	2.2
Полевая мышь	0	0	0	0	66.7 ± 27.22	3.0	0	0	66.7 ± 27.22	3.0
Домовая мышь	0	0	0	0	0	0	100.0 ± 23.56	1	100.0 ± 23.56	1.0
Крыса серая	0	0	0	0	8.33 ± 7.98	0.1	0	0	8.33 ± 7.98	0.1
<b>Мыши</b>	<b>10.6 ± 4.50</b>	<b>0.2</b>	<b>6.4 ± 3.57</b>	<b>0.1</b>	<b>25.5 ± 6.36</b>	<b>1.6</b>	<b>8.5 ± 4.07</b>	<b>0.2</b>	<b>38.3 ± 7.09</b>	<b>2.1</b>
Мышовка лесная	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Лемминг лесной	50.0 ± 35.36	0.5	0	0	50.0 ± 35.36	0.5	0	0	50.0 ± 35.36	1.0
Бурундук азиатский	100.0 ± 19.36	3.0	0	0	100.0 ± 19.36	7.5	50.0 ± 35.36	1.5	100.0 ± 19.36	12.0
Суслик длиннохвостый	100.0 ± 14.09	7.0	0	0	50.0 ± 25.00	2.0	50.0 ± 25.00	0.8	100.0 ± 14.09	9.8
<b>Прочие</b>	<b>77.8 ± 13.86</b>	<b>3.9</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>55.6 ± 16.56</b>	<b>2.7</b>	<b>33.3 ± 15.71</b>	<b>0.7</b>	<b>77.8 ± 13.86</b>	<b>7.2</b>
<b>Всего</b>	<b>27.8 ± 1.83</b>	<b>0.7</b>	<b>10.4 ± 1.25</b>	<b>1.3</b>	<b>34.8 ± 1.95</b>	<b>4.6</b>	<b>8.4 ± 1.13</b>	<b>0.3</b>	<b>55.2 ± 2.03</b>	<b>6.8</b>

**Таблица 5.** Поражённость разных групп мелких млекопитающих в холодный и тёплый период года  
**Table 5.** Infestation levels of different small mammals groups during warm and cold periods

Группа млекопитающих	Количество обследованных зверьков	Блохи		Вши		Гамозовые клещи		Иксодовые клещи		Все эктопаразиты	
		ИВ ( $X \pm m, \%$ )	ИО	ИВ ( $X \pm m, \%$ )	ИО	ИВ ( $X \pm m, \%$ )	ИО	ИВ ( $X \pm m, \%$ )	ИО	ИВ ( $X \pm m, \%$ )	ИО
Холодный период (октябрь – апрель)											
Бурозубки	169	14.8±2.73	0.2	0.6±0.59	0.01	32.0±3.59	1.9	0	0	40.2±3.77	2.1
Лесные полёвки	100	31.0±4.62	0.7	0	0	12.0±3.25	0.3	0	0	34.0±4.74	1.1
Серые полёвки	169	37.9±3.73	1.0	29.6±3.51	4.3	45.0±3.83	12.6	0	0	69.2±3.55	17.9
Мыши	31	3.2±3.17	0.4	9.7±5.31	0.1	35.5±8.59	1.6	0	0	35.5±8.59	1.8
Прочие*	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
В целом в холодный период	470	25.7±2.02	0.6	11.5±4.47	1.5	32.6±2.16	5.4	0	0	48.9±2.31	7.5
Тёплый период (май – сентябрь)											
Бурозубки	38	7.9±4.37	0.2	0	0	47.4±8.10	1.1	50.0±8.11	0.7	68.4±7.54	1.9
Лесные полёвки	49	49.0±7.14	0.9	10.2±4.32	0.2	46.9±7.13	1.0	46.9±7.13	2.4	85.7±5.00	4.6
Серые полёвки	16	43.8±12.40	0.7	18.8±9.76	1.4	50.0±12.50	3.4	25.0±10.83	0.4	93.8±6.05	5.9
Мыши	16	25.0±10.83	0.5	0	0	6.25±6.05	0	25.0±10.83	0.7	43.8±12.40	1.2
Прочие**	8	87.5±11.69	4.4	0	0	62.5±17.2	3.0	37.5±17.12	0.8	87.5±11.69	8.1
В целом в тёплый период	127	35.4±4.24	0.8	6.3±2.16	0.3	43.3±4.40	1.3	41.7±4.38	1.3	76.4±3.77	3.8

Примечания: \*лемминг лесной; \*\*лемминг лесной, мышовка лесная, бурундук, суслик длиннохвостый.

**Таблица 6.** Инвазия эктопаразитами самцов и самок мелких млекопитающих  
**Table 6.** Ectoparasites invasion of small mammals' males and females

Группа млекопитающих	Количество обследованных зверьков	Блохи		Вши		Гамазовые клещи		Иксодовые клещи		Все эктопаразиты	
		ИВ ( $X \pm m, \%$ )	ИО	ИВ ( $X \pm m, \%$ )	ИО	ИВ ( $X \pm m, \%$ )	ИО	ИВ ( $X \pm m, \%$ )	ИО	ИВ ( $X \pm m, \%$ )	ИО
Самцы ♂♂											
Бурузубки	100	15.0 ± 3.57	0.3	1.0 ± 0.99	0.01	29.0 ± 4.54	0.9	9.0 ± 2.86	0.2	44.0 ± 4.96	1.3
Лесные полёвки	72	70.8 ± 5.36	1.2	5.6 ± 2.70	0.1	63.9 ± 5.66	0.7	30.6 ± 5.43	1.4	58.3 ± 5.81	3.4
Серые полёвки	92	37.0 ± 5.03	0.9	30.4 ± 4.80	3.6	41.3 ± 5.13	11.9	4.35 ± 2.13	0.1	68.5 ± 4.84	16.5
Мыши	29	13.8 ± 6.40	0.3	10.3 ± 5.66	0.1	27.6 ± 8.30	1.3	17.2 ± 7.01	0.4	51.7 ± 9.28	2.1
Прочие*	2	100.0 ± 28.87	3.5	0	0	100.0 ± 28.87	3.0	50.0 ± 35.36	0.5	100.0 ± 28.87	7.0
Всего самцы	295	35.9 ± 2.79	0.7	12.2 ± 1.91	1.2	41.7 ± 2.87	4.4	13.9 ± 2.01	0.5	56.3 ± 2.89	6.7
Самки ♀♀											
Бурузубки	89	11.2 ± 3.35	0.2	0	0	42.7 ± 5.24	2.8	6.7 ± 2.66	0.1	51.7 ± 5.30	3.0
Лесные полёвки	77	24.7 ± 4.91	0.5	2.6 ± 1.81	0.1	23.4 ± 4.82	0.4	13.0 ± 3.83	0.3	44.2 ± 5.66	1.2
Серые полёвки	92	39.1 ± 5.09	1.1	24.2 ± 4.64	4.5	50.0 ± 5.21	11.8	1.1 ± 1.08	0	73.9 ± 4.58	17.4
Мыши	18	5.6 ± 5.40	0.1	0	0	22.2 ± 9.80	2.1	33.3 ± 11.11	0	22.2 ± 9.80	2.2
Прочие**	6	83.3 ± 15.21	4.7	0	0	50.0 ± 20.41	3.0	33.3 ± 19.25	1.0	83.3 ± 15.21	8.7
Всего самки	282	25.2 ± 2.58	0.6	9.6 ± 1.75	1.5	38.7 ± 2.90	5.0	8.9 ± 1.96	0.1	55.7 ± 2.96	7.3

Примечания: \* бурундук, суслик длиннохвостый; \*\* лемминг лесной, бурундук, суслик длиннохвостый.

**Таблица 7.** Инвазия эктопаразитами мелких млекопитающих разного возраста  
**Table 7.** Ectoparasites invasion of different age groups of small mammals

Группа млекопитающих	Возраст	Обследовано зверьков	Блохи		Вши		Гаммазовые клещи		Иксодовые клещи		Все эктопаразиты	
			ИВ ( $X \pm m, \%$ )	ИО	ИВ ( $X \pm m, \%$ )	ИО	ИВ ( $X \pm m, \%$ )	ИО	ИВ ( $X \pm m, \%$ )	ИО	ИВ ( $X \pm m, \%$ )	ИО
Бурозубки	juv	1	0	0	0	0	100.0 ± 23.56	2.0	0	0	100.0 ± 23.56	2.0
	sad	14	7.1 ± 6.88	0.1	0	0	28.6 ± 12.07	0.4	7.1 ± 6.88	0.1	35.7 ± 12.84	0.6
	ad	180	14.4 ± 2.62	0.2	0.6 ± 0.55	0	36.1 ± 3.58	1.9	7.8 ± 2.00	0.1	48.9 ± 3.73	2.3
Лесные полёвки	juv	1	0	0	0	0	0	0	100.0 ± 23.56	1.0	100.0 ± 23.56	1.0
	sad	58	36.2 ± 6.31	0.7	3.4 ± 2.40	0.1	27.6 ± 5.87	0.5	15.5 ± 5.87	0.3	51.7 ± 6.56	1.5
	ad	90	37.8 ± 5.11	0.9	3.3 ± 1.89	0.1	21.1 ± 4.30	0.6	14.4 ± 3.71	1.1	50.0 ± 5.27	2.7
Серые полёвки	juv	7	28.6 ± 17.07	0.6	57.1 ± 18.70	1.6	42.9 ± 18.70	15.9	14.3 ± 13.23	0.4	85.7 ± 13.23	18.4
	sad	28	10.7 ± 5.85	0.4	35.7 ± 9.06	2.4	60.7 ± 9.23	12.1	10.7 ± 5.85	0.1	89.3 ± 5.85	15.0
	ad	150	40.0 ± 4.00	1.1	26.0 ± 3.58	4.4	42.6 ± 4.04	11.6	0.7 ± 0.66	0.01	67.3 ± 3.83	17.1
Мыши	juv	7	0	0	0	0	14.3 ± 13.23	0.1	0	0	14.3 ± 13.23	0.1
	sad	14	14.3 ± 9.35	0.4	0	0	7.1 ± 6.88	1.8	14.3 ± 9.35	0.4	35.7 ± 12.81	2.6
	ad	25	12.0 ± 6.50	0.2	12.0 ± 6.50	0.2	40.0 ± 9.80	2.0	8.0 ± 5.43	0.2	48.0 ± 9.99	2.5
Прочие	juv	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	sad	3	100.0 ± 16.33	2.7	0	0	100.0 ± 16.33	2.3	33.3 ± 27.22	0.3	100.0 ± 16.33	5.3
	ad	6	66.7 ± 19.25	4.5	0	0	33.3 ± 19.25	2.8	33.3 ± 19.25	0.8	66.7 ± 19.25	8.2
Всего	juv	16	12.5 ± 8.27	0.3	25.0 ± 10.83	0.7	31.3 ± 11.59	7.1	12.5 ± 8.27	0.3	56.3 ± 12.40	8.3
	sad	117	25.6 ± 4.04	0.6	10.3 ± 2.80	0.6	35.0 ± 4.41	3.4	13.7 ± 3.18	0.2	58.0 ± 4.56	4.8
	ad	451	28.2 ± 2.12	0.7	10.2 ± 1.43	1.5	36.1 ± 2.26	4.9	7.1 ± 1.21	0.3	55.4 ± 2.34	7.4

В других группах млекопитающих картина не так однозначна. Бурозубки и серые полёвки летом были заражены суммарно больше, чем зимой ( $t = 3.34$ ,  $P < 0.001$  и  $t = 3.49$ ,  $P < 0.001$  соответственно), но по отдельным группам паразитов различия показателей не достоверны. Наоборот, на мышах в течение года паразиты встречались почти с одинаковой частотой, но в зимних сборах значительно преобладали гамазовые клещи (35.5 против 6.3%,  $t = 2.78$ ,  $P < 0.01$ ).

При сравнении инвазии эктопаразитами мелких млекопитающих разного пола существенные различия выявились только в группе «мыши», где ИВ у самцов составил 51.7%, а у самок 22.2% ( $t = 2.19$ ,  $P < 0.05$ ) (табл. 6). Самцы в среднем были также чаще поражены блохами: 35.2 против 25.2%,  $t = 2.83$ ,  $P < 0.01$ . На самках бурозубок обнаруживали значительно больше гамазид (43.7 против 29.0%,  $t = 1.98$ ,  $P < 0.05$ ). Наоборот, в группе лесных полёвок гамазовых клещей прокармливали, в основном, самцы (63.9 против 23.4%,  $t = 5.45$ ,  $P < 0.001$ ), они же сильнее страдали от блох (70.8 против 24.7%,  $t = 6.35$ ,  $P < 0.001$ ) и иксодид (30.6 против 13.0%,  $t = 2.64$ ,  $P < 0.01$ ).

Существенные различия в инфицированности мелких млекопитающих разных возрастных групп в целом не выявлены (табл. 7). Что касается деталей, взрослые серые полёвки прокармливали эктопаразитов существенно реже, чем неполовозрелые (67.3 против 89.3%,  $t = 3.14$ ,  $P < 0.01$ ), хотя по блохам ситуация была противоположной (40.0 против 10.7%,  $t = 4.13$ ,  $P < 0.001$ ). Паразитов значительно чаще снимали со взрослых мышей, чем с их детёнышей (48.0 vs 14.3%,  $t = 2.03$ ,  $P < 0.05$ ), особенно это касалось гамазовых клещей (40.0 vs 7.1%,  $t = 2.74$ ,  $P < 0.01$ ).

Неоднозначные результаты получены при попытке выявить корреляционную связь между массой зверьков и их суммарной поражённостью членистоногими. В группе бурозубок такую зависимость не удалось установить ни у одного из обследованных видов, даже в тех случаях, когда выборка была представительной. Положительная корреляция по этим показателям обнаружена у красной ( $r_s = 0.519$ ,  $df = 104$ ,  $P < 0.001$ ) и красно-серой ( $r_s = 0.336$ ,  $df = 39$ ,  $P < 0.05$ ) полёвок. У восточноевропейской полёвки коэффициент корреляции массы тела и инфицированности членистоногими близок к табличному значению при уровне значимости 0.05 ( $r_s = 0.204$ ,  $n = 57$ ). У азиатской лесной мыши между сравниваемыми параметрами существует значимая отрицательная корреляционная связь ( $r_s = -0.489$ ,  $df = 16$ ,  $P < 0.05$ ).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Большинству видов паразитических членистоногих свойственно обитание на ограниченном круге хозяев, иногда суживающемся до одного вида. Соответственно кругу хозяев различают высокоспецифичных паразитов, связанных с несколькими видами одного рода, и малоспецифичных, которые могут паразитировать на представителях нескольких родов одного семейства (плейоксенные виды), и поликсенные виды, обладающие очень широким кругом хозяев из разных семейств, отрядов и даже классов (Балашов, 2009). Специфичность паразитов в выборе хозяев может быть обусловлена преимущественно экологическими факторами, когда паразит может существовать на неродственных видах хозяев, живущих в общих биотопах.

Определённые в данном исследовании виды блох в основном соответствовали своим характеристикам специфичности, а обнаружение некоторых широко распространённых паразитов полёвок на бурозубках может свидетельствовать о тесных межвидовых контактах.

Для получения представления о масштабах инвазии обычно используют индекс обилия (ИО) и индекс встречаемости (ИВ). ИО паразита в том числе может рассматриваться в качестве маркера состояния популяции хозяина (Старовойтов, 1995). В нашем исследовании членистоногие были обнаружены на 55.2% обследованных млекопитающих, на одного зверька в среднем пришлось по 6.8 паразита. При этом на животном обнаруживали как разные виды всех групп эктопаразитов (клещи иксодовые и гамазовые, блохи и вши), так и представителей какой-то одной группы, но в огромном количестве (на взрослой самке тундряной бурозубки обнаружено 100 гамазид, на самке восточноевропейской полёвки – 208 вшей). В аналогичном исследовании Obiegala с соавт. (2021) с одного зверька снимали до шести видов паразитов, ИО составил 7.3, ИВ – 90%. Показано, что блохи и паразитические гамазовые клещи покидают хозяина после его гибели в первые 2–4 ч, вши – через 9–13 ч (Кочерова и др., 2022). Вполне возможно, что в нашем случае часть паразитов успела покинуть хозяев, поскольку орудия отлова проверялись раз в сутки. По обследованным видам от 70 до 100% зараженности эктопаразитами продемонстрировали длиннохвостый суслик, бурундук, мышшь-малютка, обыкновенная, восточноевропейская и красно-серая полёвки. При осмотре мелких млекопитающих в заповеднике «Басеги» (Пермский край) самая высокая зараженность эктопаразитами выявлена у красной полевки (ИВ = 46.0%), полевки-экономки (ИВ = 31.3%), лесного лемминга (ИВ = 29.2%), красно-серой полевки (ИВ = 15.2%), а также у тундряной (ИВ = 11.1%) и обыкновенной бурозубок (ИВ = 9.4%) (Мишланова, 2019). В нашей выборке лишь у красной полёвки показатель оказался сходным (43.0%), на остальных перечисленных видах эктопаразиты встречались гораздо чаще. Такие различия могут быть обусловлены разнообразными факторами, включая численность и роль того или иного вида в сообществе мелких млекопитающих конкретной территории и указанное выше оставление эктопаразитами хозяина после его гибели.

В Германии (Obiegala et al., 2021) среди эктопаразитов, собранных с мелких млекопитающих, преобладали иксодовые клещи (ИВ > 80%), на втором месте были блохи (60%), гамазиды встречались на 20–40% зверьков. В нашей выборке по совокупности преобладали гамазовые клещи (34.8%), а доля иксодовых почти равнялась доле гамазовых лишь в тёплый период года. В природных условиях Германии иксодовые клещи активны круглогодично, тогда как в Восточной Сибири незрелые фазы таёжного клеща мы обнаруживали на мелких млекопитающих только с мая по сентябрь.

У тех же авторов (Obiegala et al., 2021) показано, что пол мелкого млекопитающего влиял на заклещёванность (как иксодидами, так и гамазидами), но не на поражённость блохами. Больше клещей находили на самцах старших возрастов. Сарапульцева с соавт. (2019) также проследили тенденцию к доминированию самцов среди особей, заражённых иксодовыми клещами. Авторы связывают это с большей активностью самцов. В настоящем исследовании значимой разницы в поражённости зверьков разного пола иксодидами не выявлено, хотя в предыдущей нашей работе (Мельникова и др., 2015) показана преимущественная поражённость половозрелых самцов. Зато в исследуемой выборке значительно чаще обнаруживались самцы с блохами. Что касается гамазид, их чаще обнаруживали на самках бурозубок и на самцах лесных полёвок.

Сведений о связи инвазии эктопаразитами с возрастом млекопитающего хозяина крайне мало. Сарапульцева с соавт. (2019) упоминают, что чаще других иксодовые клещи нападали на самцов возрастной группы *subadultus*, а у красной полевки зараженными являлись только особи возраста *subadultus* при соотношении ИО самок и

самцов 5:1. Ранее нами показана бóльшая поражённость взрослых зверьков личинками и нимфами таёжного клеща (Мельникова и др., 2015). В настоящей работе нам не удалось установить существенных различий в инфицированности мелких млекопитающих разных возрастных групп в совокупности, но имели место расхождения по группам как зверьков, так и паразитов. К примеру, взрослые серые полёвки прокармливали эктопаразитов существенно реже, чем неполовозрелые, хотя по блохам ситуация была противоположной. Членистоногих, особенно гамазовых клещей, значительно чаще снимали со взрослых мышей, чем с детёнышей.

Трудно представить, что эктопаразитарная нагрузка проходит бесследно для организма хозяина, однако, вопрос её влияния на иммунную систему мелких млекопитающих изучен пока слабо (Hofmeester et al., 2019). В каждом отдельном случае невозможно предсказать, что в первую очередь окажет влияние на заселенность паразитом конкретного хозяина – частота столкновения с паразитом или его индивидуальная восприимчивость (т.е. особенности его иммунной системы и физиологии). Внешними факторами, влияющими на агрегацию паразитов в отдельных особях хозяев, могут быть различия в географических условиях, в локальных условиях, различия в поведении и в социальном статусе хозяев. Например, доминантные (часто более крупные) особи хозяев могут быть как более богаты паразитами, так и менее, в зависимости от вида паразита и вида хозяев. Мы попробовали сопоставить эктопаразитарную нагрузку и массу некоторых обследованных видов мелких млекопитающих. Результаты получились противоречивые: у лесных полёвок обнаружена положительная корреляция по этим параметрам, у азиатской лесной мыши – отрицательная. Очевидно, этот вопрос требует дальнейшего более детального изучения.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При паразитологическом обследовании восьми видов насекомоядных и 16 видов грызунов, отловленных в Южном Прибайкалье, отмечено два вида иксодовых клещей, три вида вшей и 20 видов блох. Доминирующими видами блох были *Amphipsylla sibirica* и *Amalaraeus penicilliger* (38.5 и 21.2% соответственно), среди вшей преобладала *Hoplopleura acanthopus* (98.4%).

Доля заражённых особей и эктопаразитарная нагрузка на одну особь варьировали в зависимости от сезона их отлова, а также от вида, пола и возраста зверьков. Членистоногие были обнаружены на 55.2% млекопитающих, на одну особь в среднем приходилось 6.8 эктопаразита. Инвазия гамазовыми клещами была самой интенсивной (ИВ = 34.8%, ИО = 4.6), затем следовала поражённость блохами (ИВ = 27.8%, ИО = 0.7) и вшами (ИВ = 10.4%, ИО = 1.3). Нимфы и личинки иксодовых клещей по совокупности встретились на 8.4% зверьков (ИО = 0.3), но в тёплый период года эти показатели были значительно выше: ИВ = 41.7%, ИО = 3.8. Блохами в наибольшей степени оказались поражены длиннохвостый суслик, бурундук, полёвки – экономка, тёмная и красно-серая; вши и гамазовые клещи изобиловали на восточноевропейской, обыкновенной и узкочерепной полёвках. Иксодовых клещей чаще снимали с бурозубок и лесных полёвок. В целом наибольшее количество паразитов на одного зверька пришлось на восточноевропейскую полёвку (ИО = 44.6).

Показатели соотношения (%) групп мелких млекопитающих в холодный (с октября по апрель) и тёплый (с мая по сентябрь) периоды не совпадали, неодинаковы были и степени инвазии зверьков. В общей сложности в тёплый период поражённость зверьков была выше, но нагрузка на одного зверька – меньше.

По отдельным группам мелких млекопитающих и эктопаразитов мели место половозрастные различия инфицированности. Обнаружена положительная корреляционная связь между массой зверька и эктопаразитарной нагрузкой у лесных полёвок (красной и красно-серой) и отрицательная – у азиатской лесной мыши.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артемьева С.Ю., Бояркин И.В., Никулина Н.А. 2000. Мелкие млекопитающие Верхоленской тайги и их эктопаразиты. Вестник ИрГЦХА20: 6–8. [Artem'eva S.Yu., Boyarkin I.V., Nikulina N.A. 2000. Small mammals of Verkholensk taiga and their ectoparasites. Vestnik IrGSKHA 20: 6–8. (in Russian)].
- Атлас: Иркутская область (экологические условия развития). 2004. М., Иркутск, 90 с. [Atlas: Irkutsk Region (environmental developmental context). 2004. Moscow, Irkutsk, 90 pp. (in Russian)].
- Балашов Ю.С. 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб., Наука, 357 с. [Balashov Yu.S. 2009. Parasitism of Ticks and Insects on terrestrial vertebrates St.-Petersb., Nauka, 357 pp. (in Russian)].
- Беклемишев В. Н. 1970. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М., Наука, 502 с. [Beklemishev V.N. 1970. Biocenotic basics of comparative parasitology. Moscow, Nauka, 502 pp. (in Russian)].
- Вершинин Е.А., Борисов С.А., Мельникова О.В. 2019. Заражённость эктопаразитами мелких млекопитающих Прибайкалья в тёплый и холодный периоды года. Известия Иркутского государственного университета. Серия Биология. Экология 29: 60–72. [Vershinin E.A., Borisov S.A., Melnikova O.V. 2019. Small Mammals Infestation with Ectoparasites during Warm and Cold Periods in Baikal Region. The Bulletin of Irkutsk State University. Series Biology. Ecology 29: 6 (in Russian)]. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2019.29.60>
- Данчинова Г.А., Хаснатинов М.А., Сунцова О.В., Бадиева Л.Б., Горина М.О., Шулунов С.С., Дигас С.Э., Козлова И.В., Верхозина М.М., Черногор Л.И., Арбатская Е.В., Чапоргина Е.А., Беликов С.И., Борисов В.А., Злобин В.И., Абмэд Д., Батаа Ж., Бат-Очир Д., Ценд Н., Наратуйа Л. 2004. Переносчики возбудителей трансмиссивных клещевых инфекций на юге Восточной Сибири и севере Монголии. Бюллетень ВСНЦ СО РАМН 1(3): 107–112. [Danchinova G.A., Khasnatinov M.A., Suntsova O.V., Badiyeva L.B., Gorina M.O., Shulunov S.S., Digas S.E., Kozlova I.V., Verhozina M.M., Chernogor L.I., Arbatskaya E.V., Chaporgina E.A., Belikov S.I., Borisov V.A., Zlobin V.I., Abmed D., Bataa Zh., Bat-Ochir D., Cend N., Naratuya L. 2004. Vectors of transmissible tick-borne infections in the South of East Siberia and North of Mongolia. The Bulletin of East Siberia branch of Russian Academy of Sciences. 1 (3): 107–112. (in Russian)].
- Иофф И.Г., Скалон О.И. 1954. Определитель блох Восточной Сибири, Дальнего Востока и прилегающих районов. М., Медгиз, 275 с. [Ioff I.G., Scalon O.I. 1954. Key to the fauna of fleas of East Siberia, Far East and adjacent areas. Moscow, Medgiz, 275 pp. (in Russian)].
- Кочерова Н.А., Беспятова Л.А., Бугмырин С.В. 2022. К вопросу о потере эктопаразитов мелких млекопитающих при отлове ловушками Геро. Паразитология 56 (2): 126–138. [Kocherova N.A., Bespyatova L.A., Bugmyrin S.V. On the loss of ectoparasites of small mammals captured in snap traps. Parazitologiya 56 (2): 126–138. (in Russian)]. DOI: 10.31857/S003118472202003X
- Ландшафты юга Восточной Сибири (карта масштаба 1:1 500 000). 1977. Ред. Михеев В.С., Ряшин В.А. М., ГУГК. [South of East Siberia landscape (map on a scale of 1:1,500000). 1977. Ed: Miheev V.S., Ryashin V.A. Moscow, GUGK. (in Russian)].
- Мельникова О.В., Вершинин Е.А., Корзун В.М., Никитин А.Я., Вержуцкая Ю.А. 2015. Роль мелких млекопитающих разных видов в прокормлении преимагинальных стадий таёжного клеща в Прибайкалье. Известия Иркутского государственного университета. Серия «Биология. Экология» 11: 93–104. [Mel'nikova O.V., Vershinin E.A., Korzun V.M., Nikitin A.Ya., Verzhuckaya Yu.A. 2015. The Role of Different Species of Small Mammals in Feeding of Immature Stages of the Taiga Tick – the Main Vector of Tick-borne Encephalitis Virus in Pribaikalie. The Bull. Irkutsk St. Univ. Series Biology. Ecology 11: 93–104. (in Russian)].
- Мишланова Ю.Л. 2019. Анализ распространения и паразитирования эктопаразитов на мелких млекопитающих заповедника «Басегу». Экология и эволюция: новые горизонты: материалы Международного симпозиума, посвященного 100-летию академика С. С. Шварца. Екатеринбург: Гуманитарный университет: 564–565. [Mishlanova Yu.L. 2019. Study of prevalence and ectoparasites parasitizing on small mammals of “Basegy” reserve. Materials of international symposium devoted to 100-years anniversary of academician S.S. Shvarts. Yekaterinburg, Humanitarian University: 564–565. (in Russian)].

- Насекомые и клещи Дальнего Востока, имеющие медико-ветеринарное значение. 1978. Л., Наука, 309 с. [Far-Eastern insects and ticks which have medical and veterinary concern. 1978. St.-Petersb., Nauka, 309 pp. (in Russian)].
- Сарапульцева Е.С., Старилов В.П., Берников К.А. 2019. Мелкие млекопитающие и их роль в прокормлении иксодовых клещей Среднего Приобья. Экология и эволюция: новые горизонты: материалы Международного симпозиума, посвященного 100-летию академика С. С. Шварца. Екатеринбург: Гуманитарный университет: 601–604. [Sarapul'tseva E.S., Starikov V.P., Bernikov K.A. 2019. Small mammals and their role in Ixodid ticks of Middle Priobie feeding. Materials of international symposium devoted to 100-years anniversary of academician S.S. Shvarts. Yekaterinburg, Humanitarian University: 601–604. (in Russian)]
- Сергиенко Г.Д. Фауна Украины. 1974. Вши. Киев, Наукова думка, 22 (3), 110 с. [Sergienko G.D. 1974. Fauna of Ukraine. Lice. Kiev, Naukova Dumka, 22 (3), 110 pp. (in Russian)].
- Соколов В.Е. 1973. Систематика млекопитающих. В 3 томах. М., Высшая школа, Т. 1, 432 с. [Sokolov V.E. 1973. Systematics of Mammals. Vol. 1. Moscow, Vysshaya Shkola, 432 pp. (in Russian)].
- Соколов В.Е. 1977. Систематика млекопитающих. В 3 томах. М., Высшая школа, Т. 2, 494 с. [Sokolov V.E. 1977. Systematics of Mammals. Vol. 2. Moscow, Vysshaya Shkola, 494 pp. (in Russian)].
- Соколов В.Е. 1988. Пятиязычный словарь названий животных. Млекопитающие. Латинский, русский, английский, немецкий, французский. 2-е изд., стереотип. М., Рус. яз., 352 с. [Sokolov V.E. 1988. Dictionary of animal names in five languages. Mammals. Latin, Russian, English, German, French. Moscow, Russky Yazyk, 352 pp. (in Russian)].
- Старовойтов В.К. 1995. Индекс обилия паразита как маркер состояния популяции хозяина (на примере *Ancyrocephalus paradoxus*, Monogenea и судака *Stizostedion lucioperca*). Паразитология 4: 323–326. [Starovoytov V.K. 1995. Parasite abundance index as a marker of the host population state (with an example of an *Cyrccephalus paradoxus*, Monogenea and a pike-perch *Stizostedium lucioperca*). Parazitologiya 4: 323–326. (in Russian)].
- Филиппова Н.А. 1977. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae (Фауна СССР. Паукообразные; IV (4)). Л., Наука, 396 с. [Filippova N.A. 1977. Ixodid ticks of subfamily Ixodinae (Fauna of USSR. Arachnoidea IV (4)). Leningrad, "Nauka", 396 pp. (in Russian)].
- Филиппова Н.А. 1997. Иксодовые клещи подсем. Ambliomminae. (Фауна России и сопредельных стран. Паукообразные; IV (5)). СПб., Наука, 436 с. [Filippova N.A. 1997. Ixodid ticks of subfamily Ambliomminae. (Fauna of Russia and neighboring countries. Arachnoidea IV (5)). St. Petersburg, "Nauka" Publishing house, 436 pp. (in Russian)].
- Hofmeester T.R., Bügel E.J., Hendriks B., Maas M., Franssen F.F.J., Sprong H., Matson K.D. 2019. Parasite Load and Site-Specific Parasite Pressure as Determinants of Immune Indices in Two Sympatric Rodent Species. *Animals* 9:1015. doi: 10.3390/ani9121015
- Hornok S., Földvári G., Rigó K., Meli M.L., Gönczi E., Répási A., Farkas R., Papp I., Kontschán J., Hofmann-Lehmann R. 2015. Synanthropic rodents and their ectoparasites as carriers of a novel haemoplasma and vector-borne, zoonotic pathogens indoors. *Parasites & Vectors* 8: 27. DOI: 10.1186/s13071-014-0630-3
- Khasnatinov M.A., Liapunov A.V., Manzarova E.L., Petrova I.V., Danchinova G.A., Kulakova N.V. 2016. The diversity and prevalence of hard ticks attacking human hosts in eastern Siberia (Russian Federation) with first description of invasion of non-endemic tick species. *Parasitology Research* 115(2): 501–510. DOI: 10.1007/s00436-015-4766-7
- Mihalca A.D., Sándor A.D. 2013. The role of rodents in the ecology of *Ixodes ricinus* and associated pathogens in Central and Eastern Europe. *Front Cell Infect Microbiol.* 3: 56. doi: 10.3389/fcimb.2013.00056.
- Obiegala A., Arnold L., Pfefer M., Kiefer M., Kiefer D., Sauter-Louis C., Silaghi C. 2021. Host-parasite interactions of rodent hosts and ectoparasites communities from different habitats in Germany. *Parasites Vectors* 14: 112. <https://doi.org/10.1186/s13071-021-04615-7>
- Ostfeld R.S., Mills J.N. 2007. Social Behavior, Demography, and Rodent-Borne Pathogens. In book: *Rodent Societies* / I.O. Wolff and P.W. Sherman (eds.). Publisher: University of Chicago Press, Chapter 41: 478–486.
- Schmidt S., Essbauer S.S., Mayer-Scholl A., Poppert S., Schmidt-Chanasit J., Klempa B., Henning K., Scharres G., Groschup M.H., Spitzenberger F., Richter D., Heckel G., Ulrich R.G. 2014. Multiple Infections of Rodents with Zoonotic Pathogens in Austria. *Vector Borne Zoonotic Dis.* 14 (7): 1–9. <https://doi.org/10.1089/vbz.2013.1504>
- Tadin A., Tokarž R., Markotić A., Margaletić J., Turk N., Habuš J., Svoboda P., Vucelja M., Desai A., Jain K., Lipkin W.I. 2016. Molecular Survey of Zoonotic Agents in Rodents and Other Small Mammals in Croatia. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 94(2): 466–473. doi: 10.4269/ajtmh.15-0517.

## ECTOPARASITES OF SMALL MAMMALS IN SOUTH OF BAIKAL REGION

E. A. Vershinin, S. A. Borisov, O. V. Mel'nikova

**Keywords:** small mammals, ectoparasites, ticks, fleas, lice, parasite load, parasite occurrence.

### SUMMARY

Parasitological examination of 597 small mammals caught by different means in Southern part of Baikal region, have been held. 4056 ectoparasites have been gathered from the mammals (fleas, lice, hard ticks and mites), species being identified for 1077 of them with two Ixodid species, three lice and 20 flea species. The estimation of ectoparasites infesting was held using traditional indices – parasite load and parasite occurrence. The arthropods have been found on 55.2% of the mammals, with 6.8 ectoparasites per one individual in average. Infesting with the mites was the most intensive, followed by fleas and lice. Ixodid ticks were found only on the animals trapped from May to September. There have been age and sex differences in infesting of specific groups of small mammals and parasites. Positive correlation has been found between animals weight and parasite load in *Clethrionomys* (*Cl. rufocanus* and *Cl. rutilus*) and negative correlation – in *Apodemus speciosus*.